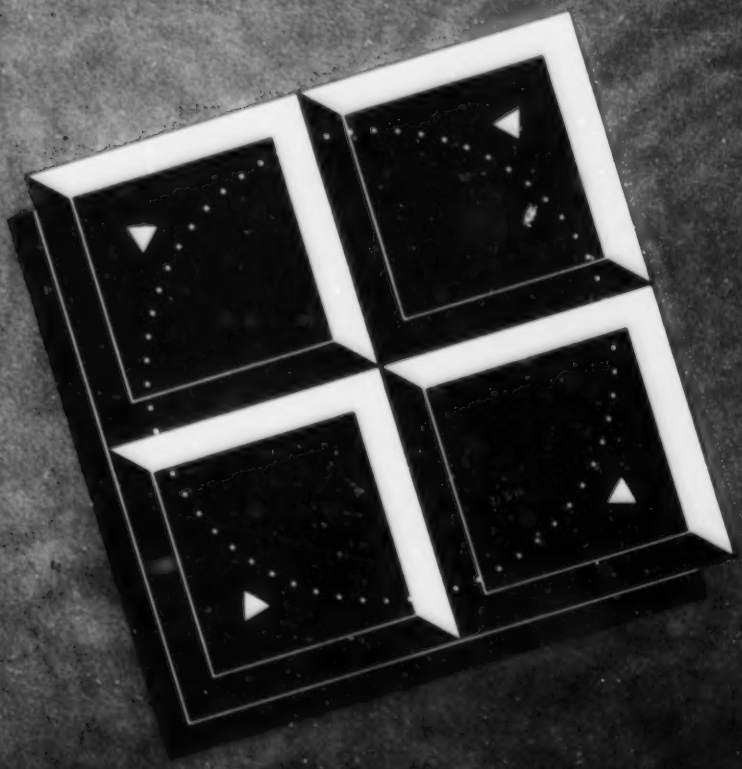
Mémoire de recherche forestière nº 134

Cycle biochimique des éléments nutritifs majeurs dans le bassin versant du lac Clair, Duchesnay, Québec

par L. Duchesne



Québec

Louis Duchesne est ingénieur forestier, diplômé de l'Université Laval depuis 1995. En 1999, le même établissement lui décernait le diplôme de maître ès sciences (sciences forestières). Depuis 1995, il est chercheur à contrat à la Direction de la recherche forestière, Forêt Québec.

Depuis de nombreuses années, chacun des *Mémoires*... et des autres rapports publiés par la Recherche forestière est révisé par un comité *ad hoc* d'au moins trois membres recrutés aussi bien à l'intérieur du Ministère que dans le milieu universitaire, la fonction publique du Canada ou les autres milieux de la recherche. Les respon sables de la Recherche forestière remercient les scientifiques qui ont accepté bénévolement de revoir le texte présenté ici et de participer ainsi à la diffusion des résultats des recherches me-nées au Ministère des Ressources naturelles.

Les publications de la Recherche forestière sont produites et diffusées à même les budgets de recherche et de développement, comme autant d'étapes essentielles à la réalisation de chaque projet ou expérience. En conséquence, ces documents sont, par définition, à *tirage limité* et à *diffusion restreinte*. Adresser toute demande à :

Publications
Direction de la recherche forestière
Forêt Québec, MRN
2700, rue Einstein
Sainte-Foy (Québec)
Canada G1P 3W8

Courriel : rech.for@mrn.gouv.qc.ca

100-04776/

Cycle biochimique des éléments nutritifs majeurs dans le bassin versant du lac Clair, Duchesnay, Québec

Cycle biochimique des éléments nutritifs majeurs dans le bassin versant du lac Clair, Duchesnay, Québec *

par

Louis Duchesne, ing.f., M.Sc.
Service de la génétique, de la reproduction et de l'écologie

Mémoire de recherche forestière nº 134

Gouvernement du Québec
Ministère des Ressources naturelles
Forêt Québec
Direction de la recherche forestière
1999

* Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval pour l'obtention du grade de maître ès sciences (sciences forestières), et remanié pour publication.

Ce texte est un rapport partiel du projet de recherche (externe et subventionné) n° 09104AD :
« Le cycle biochimique du bassin versant du lac Clair, Duchesnay : résorption des éléments nutritifs ».

RN99-3081

ISBN 2-550-34828-1
Dépôt légal 1999
Bibliothèque nationale du Québec
Bibliothèque nationale du Canada
© 1999 Gouvernement du Québec

Avant-propos

L'étude présentée ici a fait appel à bon nombre de ressources humaines, financières et techniques. Je dois avant tout remercier sincèrement les personnes qui y ont participé de près ou de loin. Premièrement, M. Claude Camiré, ing.f., *Ph.D.*, professeur à l'Université Laval, et M. Rock Ouimet, ing.f., *Ph.D.*, chargé de recherches à la Direction de la recherche forestière. De plus, j'aimerais remercier l'équipe entière du projet de recherche sur le suivi et la fertilité des écosystèmes forestiers de la Direction de la recherche forestière, pour sa participation à l'étude. Finalement, un dernier remerciement au personnel du Laboratoire de chimie organique et inorganique de la Direction de la recherche forestière, pour les nombreuses analyses qu'il a réalisées.

Résumé

Le bassin versant du lac Clair est une forêt d'expérimentation et de recherche qui fait l'objet d'un monitorage intensif depuis 1987. Dans la présente étude, un modèle temporel descriptif a été construit afin de schématiser les principaux flux qui prennent place entre le couvert forestier et la précipitation incidente pour les éléments nutritifs majeurs (N, P, K, Ca et Mg). L'étude a permis d'une part de schématiser l'ensemble des interactions entre le couvert forestier et la précipitation incidente et d'autre part de quantifier le mécanisme de résorption d'un peuplement d'érablière à bouleau jaune et hêtre. À l'aide d'un échantillonnage des précipitations humides, des pluvio-lessivats, du feuillage et des litières en 1997, il a été possible de quantifier l'importance des dépôts secs pour les éléments lessivés (Ca > K > Mg > P)(kg ha-1), le lessivage (K > Ca > Mg > P > N) et, finalement, la résorption relative (N = 65%, P = 65%, K = 42%, Mg = 31%, Ca = 10%). La schématisation temporelle informe sur l'importance de considérer la variable temporelle ainsi que les dépôts secs dans l'évaluation de la résorption. En deuxième lieu, une expérience en serre a permis d'établir une relation entre la disponibilité en azote dans la solution de sol et la quantité d'azote résorbé chez l'érable à sucre et le bouleau jaune. Le taux de résorption évalué varie en fonction de l'essence étudiée. En effet, pour des doses élevées d'azote, l'érable à sucre présente des taux de résorption en azote inférieurs alors que la réaction est inverse dans le cas du bouleau jaune. De plus, il semble que la disponibilité en azote dans la solution de sol contribue à augmenter la résorption de K et de Ca. Bien que difficile à discerner, il semble exister un lien de complémentarité entre le prélèvement par les racines durant la période de sénescence et le taux de résorption foliaire.

Mots-clés : cycle des éléments, résorption, lessivage, dépôts secs, *Acer saccharum*.

Abstract

Biochemical cycle of major nutrients in the Lake Clair watershed, Duchesnay, Québec. *The Lake Clair watershed is covered by a hardwood forest, which has been the subject of intensive monitoring since 1987. In the present study, a descriptive temporal model was built in order to schematize the principal flows which take place between forest cover and incidental precipitation for the major nutrients (N, P, K, Ca and Mg). The study permits schematizing the whole of the interactions between forest cover and incidental precipitation and to quantify the mechanism of resorption for a sugar maple stand. Using a sampling of wet precipitation, throughfall, foliage and litterfall in 1997, we considered the quantity of dry deposits intercepted by forest cover (Ca > K > Mg > P) (kg ha-1), the leaching from foliage (K > Ca > Mg > P > N) and finally, relative resorption (N = 65 %, P = 65 %, K = 42 %, Mg = 31 %, Ca = 10 %). Temporal schematization informs on the importance of considering the time variable as well as dry deposits in evaluating the resorption process. Secondly, a greenhouse experiment made it possible to establish a relation between the availability of nitrogen in the soil solution and the quantity of nitrogen resorbed by sugar maple and yellow birch seedlings. The rate of resorption evaluated varies according to the species studied. Indeed, for sugar maple seedlings, we observed an increase of the resorption process associated with the highest amount of nitrogen available, whereas the reaction is the opposite in the case of yellow birch. Moreover, it seems that the availability of nitrogen in the soil solution contributes to increasing the resorption of K and Ca. Results suggest the existence of a link of complementarity between root uptake during the period of senescence and the rate of foliar resorption.*

Key words : nutrient cycle, resorption, leaching, dry deposition, Acer saccharum.

Table des matières

Avant-propos v

Résumé vii

Abstract vii

Liste des tableaux xi

Liste des figures xiii

Introduction 1

Chapitre premier

Schématisation des interactions survenant entre la précipitation incidente et le couvert forestier

1.1 Station d'étude 5

1.2 Méthodologie 6

1.2.1 Précipitation incidente 6
1.2.2 Précipitation sous couvert 7
1.2.3 Analyse chimique des précipitations 7
1.2.4 Minéralomasse foliaire 8
1.2.5 Chute de litière 8
1.2.6 Analyse chimique des tissus des feuilles 8
1.2.7 Dépôts secs 8
1.2.8 Lessivage et interception 9
1.2.9 Accrétion et résorption foliaire 9
1.2.10 Schématisation 10
1.2.11 Bilan annuel et évaluation de l'erreur 10

1.3 Résultats 11

1.3.1 Précipitations incidentes et pluvio-lessivats 11
1.3.2 Minéralomasse foliaire 11
1.3.3 Chute de litière 11
1.3.4 Dépôt secs 11
1.3.5 Lessivage et interception 17
1.3.6 Accrétion foliaire et résorption 17
1.3.7 Bilan annuel 17

1.4 Discussion 21

Chapitre deux

Influence de la disponibilité en azote sur le mécanisme de résorption pour l'érable à sucre et le bouleau jaune

2.1 Méthodologie 23

2.2 Résultats 25

2.2.1 Biomasse 25
2.2.2 Minéralomasse 25
2.2.3 Concentrations 29

2.3 Discussion 31

Conclusion générale 35

Références 37

Annexe 1. Revue de littérature sur les méthodes d'évaluation de la résorption foliaire 41

Annexe 2. Résultats de l'échantillonnage 47

Liste des tableaux

Tableau 1.1. Principales caractéristiques de la station d'étude de Duchesnay 4

Tableau 1.2. Caractéristiques du peuplement de l'érablière à bouleau jaune et hêtre en 1997 5

Tableau 1.3. Biomasse anhydre des arbres de diamètre commercial sur le bassin versant pour l'arbre entier, les branches et le feuillage 6

Tableau 1.4. Profil représentatif du bassin versant du lac Clair 6

Tableau 1.5. pH, C organique, contenu en cations échangeables et en cations totaux (kg · ha^{-1}) pour le sol du bassin versant du lac Clair 7

Tableau 1.6. Méthodes d'analyse chimique des précipitations 7

Tableau 1.7. Bilan annuel du cycle biogéochimique pour le bassin versant du lac Clair 21

Tableau 2.1. Composition des solutions nutritives pour chacun des traitements d'azote 24

Tableau 2.2. Conditions environnementales régissant la croissance des semis durant la période de sénescence 24

Tableau 2.3. Décomposition des degrés de liberté du dispositif expérimental 24

Tableau 2.4. Contenu en éléments majeurs de chaque composante des semis d'érable à sucre en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée 30

Tableau 2.5. Contenu en éléments majeurs de chaque composante des semis de bouleau jaune en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée 30

Tableau 2.6. Concentration en éléments majeurs de chaque composante des semis d'érable à sucre en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée 32

Tableau 2.7. Concentration en éléments majeurs de chaque composante des semis de bouleau jaune en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée 32

Liste des figures

Figure 1.1. Modèle utilisé pour estimer la résorption foliaire 4

Figure 1.2. Précipitation incidente et pluvio-lessivats 12

Figure 1.3. Contenu en éléments dans le feuillage pour l'ERS, le BOJ et le HEG 13

Figure 1.4. Réservoir d'éléments contenu dans le feuillage en fonction du temps 14

Figure 1.5. Chute de feuillage pour l'ERS, le BOJ et le HEG 15

Figure 1.6. Relation entre les entonnoirs et le collecteur automatique 16

Figure 1.7. Relation entre l'enrichissement en Na sous le couvert forestier et le nombre de jours sans pluie 16

Figure 1.8. Apport d'éléments sous forme de dépôts secs et total des dépôts en fonction du temps 18

Figure 1.9. Lessivage et interception par le couvert végétal 19

Figure 1.10. Accroissement et résorption foliaire. Les traits pointillés expriment les valeurs cumulatives 20

Figure 2.1. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la biomasse du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de biomasse du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 26

Figure 2.2. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la biomasse des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de biomasse des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 26

Figure 2.3. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la biomasse des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de biomasse des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 26

Figure 2.4. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le contenu en azote du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement du contenu en azote du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 27

Figure 2.5. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le contenu en azote des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement du contenu en azote des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 27

Figure 2.6. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le contenu en azote des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement du contenu en azote des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 27

Figure 2.7. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la concentration en azote du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration en azote du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 28

Figure 2.8. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la concentration en azote des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration en azote des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 28

Figure 2.9. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la concentration en azote des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration en azote des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence 28

Introduction

La présente étude s'intéresse principalement au mécanisme de résorption, c'est-à-dire à la mobilisation et au transport des matières organiques ou inorganiques des tissus sénescents vers les tissus vivants (Killinbeck 1986). Ce mécanisme est l'une des principales stratégies de conservation employées par les plantes et, conséquemment, influence des processus aussi fondamentaux que la compétition, le prélèvement et la productivité (Killingbeck 1985). Sur une base annuelle, la majeure partie du prélèvement par les arbres est utilisée pour la production du feuillage (Switzer et Nelson 1972). La perte d'éléments à partir du feuillage se produit sous trois formes principales : la chute des feuilles, le lessivage et la résorption. Les quantités relatives de ces trois composantes affectent directement la conservation nutritionnelle des arbres (Chapin 1980). La résorption influence directement la quantité d'éléments lessivés (Borman *et al.* 1977) et la quantité d'éléments qu'on retrouve dans la litière. Étant donné que la plupart des organismes sont directement ou indirectement dépendants des éléments disponibles dans les tissus de la litière et que les feuilles comptent pour plus de 70 % de la quantité de tissus déposés au sol (O'Neill et De Angelis 1981), il est clair que la résorption est un processus-clé pour l'ensemble des écosystèmes forestiers. La présente étude comporte deux volets principaux ; premièrement, une étude quantitative qui a permis d'évaluer le mécanisme de résorption des éléments nutritifs majeurs dans le bassin versant du lac Clair et, deuxièmement, une expérience en serre qui a permis d'approfondir les connaissances sur ce mécanisme.

Chapitre premier

Modélisation des interactions entre la précipitation incidente et le couvert forestier

Au cours des dernières années, on a utilisé plusieurs méthodes afin d'évaluer le taux de résorption chez les essences ligneuses (voir annexe 1). La majorité des travaux répertoriés présentent des études comparatives qui informent sur l'influence de l'essence (KILLINGBECK 1985, ESCUDERO et DEL ARCO 1987, JONASSON 1990, ESCUDERO *et al.* 1991), du stade ÉVOLUTIF (POTTER *et al.* 1987, RYAN et BORMANN 1981) et de la fertilité du site (FIFE et NAMBIAR 1982, STAFF 1982, CHAPIN et KEDROWSKI 1983, STACHURSKI et ZIMKA 1987, NAMBIAR et FIFE 1987) sur le transport d'éléments des feuilles vers les ramilles. Cependant, bien peu d'études s'attardent à l'évaluation de la résorption à l'échelle du peuplement (RYAN et BORMANN 1981, HELMISAARI 1992A, NELSON *et al.* 1995).

Les méthodes utilisées jusqu'à présent comportent des différences axées principalement sur le nombre de variables considérées afin d'évaluer les fluctuations réelles du contenu en éléments nutritifs du feuillage. Le tableau de l'annexe 2 donne une brève revue de littérature sur les méthodes d'évaluation de la résorption foliaire.

Les méthodes existantes peuvent être adaptées afin d'estimer la résorption à l'échelle du peuplement. La méthode la plus utilisée consiste à réaliser un échantillonnage du feuillage avant la période de sénescence foliaire suivi d'un deuxième échantillonnage après la sénescence, tout juste avant la chute des feuilles. Par différence entre les deux récoltes, on obtient le taux de résorption (KILLINGBECK 1985, STAFF 1982, HELMISAARI 1992A, NELSON *et al.* 1995). Certains auteurs réalisent un échantillonnage de la litière en guise de deuxième échantillonnage (STACHURSKI et ZIMKA 1987, KILLINGBECK *et al.* 1990). Cette méthode est bien utile dans le cadre d'études comparatives mais elle ne fournit qu'une grossière estimation de la quantité d'éléments nutritifs résorbés. En effet, il est admis que le lessivage par la précipitation a un impact sur la résorption foliaire. C'est pourquoi certains auteurs ont inclus cette variable dans l'évaluation du mécanisme (OSTMAN et WEAVER 1982, RYAN et BORMANN 1981, KILLINGBECK 1985, STACHURSKI et ZIMKA 1987, KILLINGBECK *et al.* 1990, HELMISAARI 1992A). La méthode consiste à évaluer la résorption réelle par différence entre la résorption évaluée de manière classique et le lessivage qui se produit durant la période de sénescence. Cette dernière présente une amélioration certaine quant à l'évaluation du taux de résorption en intégrant des données relatives aux échanges d'éléments entre la pluie et le feuillage.

D'autre part, l'évaluation du transport d'éléments des feuilles vers les ramilles comporte une dimension temporelle qui est généralement négligée. Certains auteurs ont inclus cette dimension dans leur méthode d'échantillonnage de manière à observer les principales fluctuations saisonnières du contenu en éléments nutritifs du feuillage (OLAND 1963, OSTMAN et WEAVER 1982, FIFE et NAMBIAR 1982, CHAPIN et KEDROWSKI 1983).

La masse d'éléments transportés des feuilles vers les ramilles est influencée par nombre de variables et elle est rarement évaluée à l'échelle du peuplement. Il est donc difficile d'inclure cette composante dans l'interprétation des bilans nutritifs. L'objectif principal de l'étude décrite dans ce chapitre est de présenter l'exercice d'évaluation de la résorption pour le peuplement du bassin versant du lac Clair, pour la saison de croissance 1997. Pour y parvenir, on utilise une nouvelle approche, inspirée

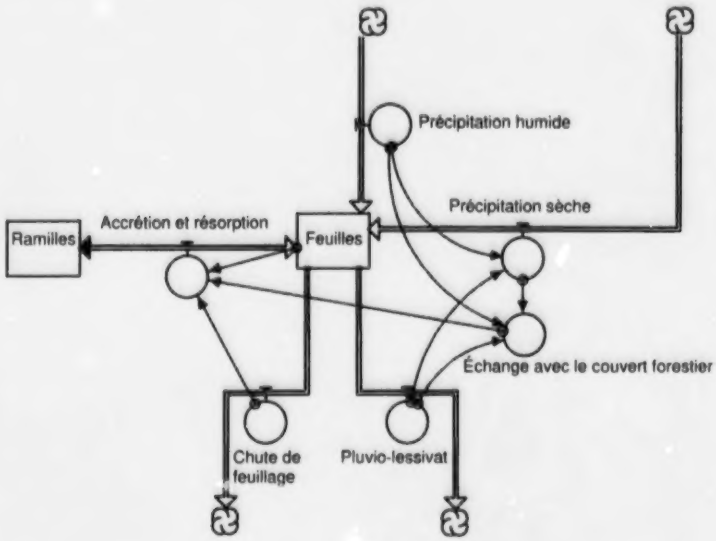


Figure 1.1. Modèle utilisé pour estimer la résorption foliaire. Les rectangles représentent les réservoirs et les tuyaux qui montrent les flux permettant de remplir et de vider les réservoirs. Le lien entre les variables dépendantes est indiqué par les flèches en trait simple.

Tableau 1.1. Principales caractéristiques de la station d'étude à Duchesnay

Aire du bassin (ha)	226
Latitude	46° 57'
Longitude	71° 40'
Altitude (m)	290
Précipitation moyenne annuelle (mm)	1407
Moyenne annuelle de la couverture de neige (cm)	23,2
Amplitude annuelle de la température (°C)	15,2
Température annuelle moyenne (°C)	3,5
Température moyenne du mois de juillet (°C)	19,1
Décidus (% de la surface terrière)	83
Conifères (%)	17
Épaisseur de l'humus (cm)	10
Épaisseur du solum (cm)	60
Épaisseur de l'horizon C (cm)	>100
Texture de l'horizon B	Loam sableux
Texture de l'horizon C	Sable loameux

des méthodes mentionnées précédemment. En effet, l'analyse a été réalisée par la construction d'un modèle temporel descriptif des échanges d'éléments nutritifs prenant place entre la précipitation incidente et le couvert forestier (figure 1.1). Pour y parvenir, on a réalisé des échantillonnages de la précipitation incidente, de l'accroissement foliaire, des pluviolessivats et des litières. Par la suite, à l'aide d'un système d'équations, il a été possible d'estimer la quantité de dépôts secs délavés, le lessivage et la résorption.

1.1 Station d'étude

Le bassin expérimental du lac Clair, situé dans la Station forestière de Duchesnay, est un site d'étude des impacts des stress environnementaux et des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers. Le site a été établi par la Direction de la recherche forestière du ministère des Ressources naturelles dans le cadre du Programme de recherche en protection des écosystèmes forestiers.

Le bassin versant du lac Clair (46° 57' N, 71° 40' O) (tableau 1.1) couvre une superficie de 226 ha et l'élévation se situe entre 270 et 290 m au-dessus du niveau de la mer. Il est situé à une cinquantaine de kilomètres de la ville de Québec. La végétation arborée y est principalement constituée d'espèces décidues (83 % en terme de surface terrière) avec quelques îlots de conifères (17%). Les essences décidues sont principalement l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) en association avec le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) La partie coniférienne est principalement composée de sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) et d'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.). La densité du peuplement a été évaluée à 394 tiges.ha^{-1} de diamètre commercial (> 9,1 cm) pour lesquelles la hauteur moyenne, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et la surface terrière ont été évalués respectivement à 19,2 m, 26,3 cm et 28,0 m^2 ha^{-1} (tableau 1.2). La biomasse totale des arbres de diamètre commercial y est de 116 T/ha dont moins de 2 % est constitué de feuilles (tableau 1.3). Le peuplement étudié à été affecté par le dépérissement observé au début des années 1980 (Gagnon et Roy 1993). La sévérité du déclin présentement observé est évalué à 16 % de feuillage manquant. Le sol est classifié comme un podzol ferro-humique selon le système canadien de classification des sols (Comité d'experts sur la prospection pédologique d'Agriculture Canada 1992). Le dépôt est un till épais à drainage modéré. La texture de l'horizon C est un sable loameux. La description d'un profil caractéristique ainsi que les réservoirs de cations échangeables et totaux sont présentés aux tableaux 1.4 et 1.5.

Tableau 1.2. Caractéristiques du peuplement de l'érablière à bouleau jaune et hêtre en 1997

Essence	Tiges de 9,1 cm et plus (n. ha^{-1})	Surface terrière (m^2 ha^{-1})	DHP moyen (cm)	Hauteur moyenne (m)	Tiges de 1,1 à 9,0 cm (n. ha^{-1})
Érable à sucre	304	21,4	27,6	20,2	156
Bouleau jaune	42	3,0	25,4	18,2	116
Hêtre à grandes feuilles	40	3,2	28,8	19,5	1358
Cerisier de Pennsylvanie	4	0,1	19,0	17,3	0
Sapin baumier	2	0,1	25,1	20,0	4
Épinette rouge	2	0,2	32,0	20,2	18
Érable à épis	0,0	0,0	0,0	0,0	12
Érable de Pennsylvanie	0,0	0,0	0,0	0,0	78
Totaux	394	28,0	26,3	19,2	1742

Tableau 1.3. Biomasse anhydre des arbres de diamètre commercial (> 9,1 cm) dans le bassin versant pour l'arbre entier, les branches et le feuillage (Mg ha^{-1})

	Érable à sucre	Bouleau jaune	Hêtre à grandes feuilles
Arbre entier	91,67	9,50	14,84
Branches 0 à 9 cm	21,66	2,22	3,30
Feuillage	1,53	0,27	0,21

Tableau 1.4. Profil représentatif du bassin versant du lac Clair

Horizon	Profondeur (cm)	Description
LFH	9 à 0	Mor ; matière organique partiellement décomposée ; racines très abondantes, fines et moyennes ; limite abrupte et régulière ; acide.
Ae	0 à 3	Sable très fin loameux ; brun (7.5 YR 4/2 h) ; polyédrique sub-angulaire fin, moyennement développé ; racines moyennement abondantes, fines et moyennes ; limite abrupte et ondulée ; acide.
Bhf1	3 à 6	Loam ; noir (5 YR 2.5/1 h) ; polyédrique sub-angulaire moyen, moyennement développé ; racines abondantes, fines et moyennes ; limite abrupte et ondulée ; acide.
Bhf2	6 à 18	Loam ; brun très foncé (7.5 YR 2.5/2 h) ; polyédrique sub-angulaire moyen, moyennement développé ; racines abondantes, fines et moyennes ; limite distincte et ondulée ; acide.
Bf	18 à 33	Loam ; brun très foncé (7.5 YR 2.5/3 h) ; polyédrique sub-angulaire moyen, moyennement développé ; racines moyennement abondantes, fines et très fines ; limite graduelle et régulière ; acide
BC	33 à 56	Sable très fin loameux ; brun jaunâtre foncé (10 YR 3/4 h) ; polyédrique angulaire moyen, moyennement à faiblement développé ; racines peu abondantes et très fines ; limite distincte et ondulée ; acide.
C	56 et +	Sable moyen loameux ; brun olive (2,5 Y 4/4 h) ; polyédrique sub-angulaire fin, faiblement développé ; très compact ; mouchetures abondantes, moyennes, distinctes ; acide.

1.2 Méthodologie

La première étape de l'exercice de modélisation a été l'acquisition de données à l'aide d'un échantillonnage intensif. Au cours de l'année 1997, il y a eu un suivi de la chimie de la précipitation incidente, du pluvio-lessivat, du feuillage et de la chute de celui-ci. Les sections suivantes présentent les différents échantillonnages réalisés.

1.2.1 Précipitation incidente

La précipitation incidente est récoltée dans une éclaircie réalisée en bordure du bassin versant. Deux dispositifs permettent cette récolte : premièrement, un collecteur automatique recueille les précipitations sous forme humide seulement ; deuxièmement, trois entonnoirs de 577 cm^2, reliés à des bouteilles de 2 L, permettent d'échantillonner la précipitation brute totale (en vrac). Durant la période hivernale, soit de novembre à avril inclusivement, les entonnoirs sont remplacés par des seaux de 708 cm^2, ce qui permet de récolter la précipitation sous forme de neige. Une fois par semaine, sauf exception, une mesure volumétrique et une récolte d'échantillon sont réalisées pour fins d'analyse.

Tableau 1.5. pH, C organique et contenu en cations échangeables et en cations totaux (kg ha^{-1}) pour le sol du bassin versant du lac Clair. Les coefficients de variation (%) sont présentés entre parenthèses

	pH	C	Cations échangeables			Cations totaux		
	($CaCl_2$)	(%)	Ca	Mg	K	Ca	Mg	K
LF	3,23	51,2	75,5 (35)	7,4 (25)	26,1 (18)	114 (29)	15 (18)	34 (21)
H	3,05	24,7	21,5 (70)	2,9 (34)	11,7 (36)	35 (56)	19 (54)	24 (39)
Ae	3,26	2,0	14,0 (99)	2,3 (84)	10,9 (81)	3052 (66)	311 (68)	11453 (71)
Bhf1	3,82	7,9	21,1 (51)	2,0 (48)	19,8 (48)	3881 (41)	1009 (40)	10419 (45)
Bhf2	4,11	7,1	35,9 (39)	5,7 (34)	27,8 (41)	11934 (28)	4050 (36)	24455 (26)
Bf	4,31	3,6	23,1 (67)	2,5 (65)	23,0 (99)	16932 (52)	5797 (61)	32182 (50)
BC	4,47	1,0	9,5 (48)	0,9 (57)	15,6 (114)	16921 (36)	4867 (51)	33443 (35)
Total	—	—	200,5 (19,1)	26,6 (12,7)	134,8 (32)	52870 (22)	16069 (30)	112009 (20)

1.2.2 Précipitation sous couvert

Les pluvio-lessivats ont été échantillonnés à l'aide d'un dispositif de 36 entonnoirs de 577 cm², disposés systématiquement sous le couvert tous les 10 m et situés à 1,3 m du sol. Pendant la période hivernale, les 36 entonnoirs sont remplacés par 12 seaux de 708 cm², ce qui permet ainsi de récolter les précipitations sous forme de neige. Comme dans le cas de la précipitation incidente, une fois par semaine, après agglomération du contenu de tous les collecteurs, on prend une mesure volumétrique et on prélève un échantillon pour fin d'analyse. L'écoulement le long du tronc est considéré comme négligeable dans les calculs étant donné que ce paramètre compte pour moins de 5 % des précipitations pour l'ensemble des éléments, mis a part K dont l'écoulement le long du tronc équivaut à 9 % du contenu de la précipitation qui atteindra le sol forestier (Houle *et al.* 2000a).

1.2.3 Analyse chimique des précipitations

Le lendemain de la journée de récolte, les échantillons sont filtrés à 0,45 µm au moyen de filtres en acétate de cellulose. Les principaux paramètres déterminés ainsi que la méthode utilisée pour chacun d'eux apparaissent au tableau 1.6. La détermination de chaque paramètre doit respecter certains critères de délai et de conservation des échantillons en laboratoire. Les échantillons sont conservés à 4 °C, jusqu'à ce que le processus de validation soit complété.

Pour chacun des paramètres chimiques, l'erreur analytique sur les étalons de contrôle doit être inférieure à 3 %. Si elle dépasse ce seuil, les analyses sont reprises pour tous les éléments qui dépassent les limites de contrôle. Une correction mathématique peut aussi être apportée aux résultats lorsque la cause de l'erreur est clairement identifiée. Lorsque cette

Tableau 1.6. Méthodes d'analyse chimique des précipitations

Paramètres chimiques	Filtration	Méthodes d'analyse	Appareils utilisés
NH_4^+ , PO_4^{3-}	0,45 µm	Colorimétrie à flux continu	Autoanalyseur *Lachat (Quikchem AE)*
P, K, Ca, Mg	0,45 µm	Spectroscopie d'émission atomique à plasma (argon) induit par radio-fréquence	Thermo-Instruments *(ICAP 61E)*
NO_3^-, NO_2^-	0,45 µm	Chromatographie ionique à suppression chimique	*Dionex* (2120 i.)

première validation est terminée, on effectue une deuxième étape de contrôle. L'évaluation des écarts ioniques et des écarts de conductivité permet de détecter les anomalies analytiques et d'apporter les correctifs qui s'imposent.

1.2.4 Minéralomasse foliaire

Lorsqu'on effectue un échantillonnage foliaire en vue d'évaluer la minéralomasse d'un peuplement forestier, trois sources de variation doivent être considérées. Premièrement, on observe une variation entre les branches d'un individu ; en effet, la composition du feuillage est influencée, entre autres, par la position qu'il occupe sur le rameau (Mitchell 1936, Wallihan 1944), la hauteur de l'échantillonnage (Hoyle 1965) et l'exposition à la lumière (Guha et Mitchel 1965). Deuxièmement, on observe une variation entre les arbres à l'intérieur du peuplement ; cette variation de la composition chimique du feuillage est occasionnée par les différents types de sol (micro-site) (Hoyle 1965), les essences, leur état de santé, etc. Finalement, on observe une variation du contenu du feuillage au cours de la saison de croissance (Insley *et al.* 1981, Alban 1985). L'échantillonnage du feuillage doit inclure ces sources de variation pour bien représenter le peuplement étudié.

La méthode d'échantillonnage utilisée ici est adaptée de la méthode proposée par Ellis (1975). L'échantillonnage a été réalisé tout au long de la saison de croissance 1997. La récolte a été effectuée bimensuellement entre le 15 avril et le 15 octobre 1997. Trois essences furent étudiées : l'érable à sucre (*ERS*), le bouleau jaune (*BOJ*) et le hêtre à grandes feuilles (*HEG*). Trente arbres (20 ERS, 5 HEG et 5 BOJ) ont été choisis à proximité de la place d'étude et les diamètres de ceux-ci, sélectionnés de façon proportionnelle au peuplement étudié. L'échantillonnage consistait en un prélèvement de deux rameaux situés entre le 2e et le 3e quart de la cime. Les feuilles portées par un rameau présentent différents stades de développement physiologique. Ainsi, les feuilles d'une même branche forment un composite de manière à ce que chaque échantillon représente le spectre de développement du rameau récolté. Une fois les échantillons prélevés, les feuilles sont séparées et séchées pendant 48 heures à 60 °C. Les 60 échantillons ainsi obtenus sont pesés et regroupés en fonction de l'arbre échantillonné à des fins d'analyse. L'étude à donc nécessité 30 échantillons par récolte et un total de 15 récoltes.

Cette procédure permet de faire le suivi de la minéralomasse moyenne d'une feuille au cours de la saison. Afin de transposer cette information à l'échelle du peuplement, le poids par feuille a été multiplié par le nombre de feuilles par hectare obtenu par la récolte de la litière (1) :

$$X_{tot} = X_{feu} \times N_{lit} \quad (1)$$

où : X_{tot} = Masse totale d'élément contenu dans le feuillage (g ha^{-1})

X_{feu} = Masse d'élément contenu dans une feuille (g $feuille^{-1}$)

N_{lit} = Nombre de feuilles dénombrées dans la litière (n ha^{-1})

La masse totale d'éléments a été évaluée pour chaque essence. Par la suite, il suffit d'additionner la minéralomasse des trois essences pour obtenir une estimation du réservoir total des éléments contenus dans le feuillage du couvert arborescent.

1.2.5 Chute de litière

À l'aide de cinq bacs de 2 m^2 de surface, la litière a été récoltée chaque semaine, dès le 28 juillet 1997 jusqu'au 20 octobre 1997 inclusivement. Chaque semaine, les feuilles étaient triées par espèce, comptées, séchées, pesées et broyées pour fin d'analyse. Par la suite, les résultats ont été rapportés en kg ha^{-1} en multipliant par un facteur de 5000 le nombre de feuilles ainsi que la minéralomasse estimée (1 ha = 10 000 m^2).

1.2.6 Analyse chimique des tissus foliaires

Pour analyser ces tissus, on réalise leur digestion au moyen d'acide sulfurique concentré (H_2SO_4, 8 %). Par la suite, l'azote est dosé à l'aide d'un spectromètre à flux continu (*FIA*) de modèle *Lachat AE* alors que les éléments majeurs (P, K, Ca et Mg) sont dosés à l'aide d'un spectromètre d'émission atomique au plasma (*ICAP 9000*).

1.2.7 Dépôts secs

Afin d'évaluer les dépôts sous forme de particules sèches, nous avons utilisé la méthode des rapports proposée par Ulrich (1983). Cette méthode utilise l'élément sodium comme indicateur étant donné qu'il présente un cycle interne négligeable par rapport à l'apport sous forme de précipitations (Beier 1991). En d'autres mots, il n'y a pratiquement pas d'échange entre le sodium contenu dans les précipitations et le sodium contenu dans le feuillage

arborescent (Houle *et al.* 2000). Cette méthode suggère donc que les dépôts secs de sodium (Na_{sec}) sont indicateurs du pouvoir d'interception des particules sèches par le feuillage du peuplement forestier. Il est aussi admis que le rapport entre les dépôts de Na sous forme de particules sèches et sous forme humide (Na_{sec}/Na_{hum}) est le même pour l'ensemble des éléments (X_{sec}/X_{hum}). Il est donc possible d'exprimer les dépôts secs d'un élément quelconque par l'équation suivante (2) :

$$X_{sec} = (Na_{sec}/Na_{hum})^* X_{hum} \quad (2)$$

Par définition, il est aussi possible d'exprimer la quantité de dépôts secs d'un élément quelconque en fonction des pluvio-lessivats (3) :

$$X_{sec} + X_{éch} = X_{net} = X_{pluv} - X_{hum} \quad (3)$$

où : X_{sec} = élément sous forme de dépôts secs (kg/ha)

$X_{éch}$ = élément échangé avec le couvert forestier (lessivage ou absorption) (kg/ha)

X_{net} = éléments dans les pluvio-lessivats (poids net en kg/ha)

X_{pluv} = éléments dans les pluvio-lessivats échantillonnés (kg/ha)

X_{hum} = éléments dans la précipitation humide récoltée (kg/ha)

Étant donné les propriétés du sodium mentionnées précédemment, le sodium lessivé et absorbé présent dans l'équation 2 est considéré comme négligeable ($Na_{éch} = 0$). De plus, l'enrichissement net en Na provient entièrement des dépôts secs (Na_{sec}) (4) :

$$Na_{net} = Na_{pluv} - Na_{hum} = Na_{sec} \quad (4)$$

En combinant les équations 2 et 4, on peut évaluer l'apport en particules sèches d'un élément quelconque selon l'équation suivante (5) :

$$X_{sec} = (Na_{net}/Na_{hum})^* X_{hum} \quad (5)$$

Cette procédure permet d'estimer la quantité de dépôts secs qui contribuent à enrichir la charge totale en pluvio-lessivats. Cependant, dans le cas de l'azote, cette technique n'est pas appropriée, étant donné la nature même de cet élément. En effet, malgré la prédominance du NH_4 (50 à 70 % du contenu total en N), HNO_3 est la forme d'azote qui contribue le plus aux dépots secs, étant donné sa nature fortement réactive (Johnson et Lindberg 1992). Bien qu'il y ait présence de dépôts sous forme de particules de NO_3 et NH_4, HNO_3 est présent principalement sous forme d'aérosol. Il est donc fort probable que les dépots de sodium sous forme de particules ne sont pas indicateurs de la quantité d'azote déposée sous forme gazeuse. Pour cette raison, la méthode d'évaluation des dépôts secs ne sera pas utilisée pour évaluer les dépôts secs d'azote.

1.2.8 Lessivage et interception

Le deuxième flux à estimer est l'échange d'éléments qui prend place entre la précipitation et le couvert forestier. Le lessivage du feuillage forestier se définit par le prélèvement des substances contenues dans le feuillage sous l'action des solutions aqueuses comme la pluie, la rosée, la buée ou le brouillard (Smith 1981). Généralement, Ca, Mg, K et P sont sujet au lessivage par la précipitation incidente (Parker 1983). Ce lessivage peut contribuer de façon significative à l'enrichissement des précipitations en cations basiques, principalement lorsque 1) celles-ci présentent une acidité élevée qui cause un tamponnement de la partie acide par les cations basiques et 2) les intrants en NH_4 sont suffisants pour influencer les échanges entre les cations basiques et NH_4 (Roelofs *et al.* 1985). Ces deux situations sont présentes sur le site du bassin du lac Clair. En accord avec l'équation 2, il est possible d'estimer le lessivage en soustrayant de la précipitation sous couvert la précipitation incidente sous forme de dépôts secs et humides (6) :

$$X_{éch} = X_{pluv} - X_{hum} - X_{sec} \quad (6)$$

Une valeur négative indique une interception par le couvert forestier.

1.2.9 Accrétion et résorption des éléments du feuillage

La dernière variable à évaluer pour compléter l'étude du cycle biochimique est, selon le cas, l'accrétion ou la résorption foliaire. Il est à noter que cette variable quantifie le flux d'éléments entre le feuillage et les ramilles des arbres. Lorsqu'il y a

accrétion foliaire, les éléments nutritifs sont transportés des ramilles vers le feuillage. Le processus inverse, soit le transport des éléments du feuillage vers les ramilles, correspond à un accroissement négatif qu'on nomme résorption.

Le transport d'éléments entre le feuillage et les ramilles a été évalué selon l'équation suivante (7) :

$$X_{rés} = \left(\frac{XLIT_{tot} - XLIT_{t}}{XLIT_{tot}} \right) \times (XFEU_{t2} - XFEU_{t1}) + X_{éch} \quad (7)$$

où : $X_{rés}$ = Flux d'élément entre le feuillage et les ramilles (kg ha^{-1})

$XLIT_{tot}$ = Biomasse de la litière foliaire produite pendant toute la saison de croissance (kg ha^{-1})

$XLIT_{t}$ = Biomasse de la litière recueillie jusqu'au moment t (kg ha^{-1})

XFEU = Quantité d'éléments contenus dans le feuillage (kg ha^{-1})

$X_{éch}$ = Quantité d'éléments correspondant aux échanges entre le couvert forestier et la précipitation (interception ou lessivage) (kg ha^{-1}).

La première partie de l'équation correspond au rapport qui exprime la fraction de la biomasse du feuillage produite au cours de la saison de croissance. Ce rapport permet d'ajuster la différence de biomasse entre les moments de récolte des feuilles au cours de la saison. Le contenu en éléments du feuillage est obtenu en calculant le produit de la concentration moyenne d'une feuille par le nombre de feuilles dénombrées lors de la récolte des litières. À cet accroissement foliaire, on additionne la quantité d'éléments qui est le fruit des échanges entre la précipitation incidente et le couvert forestier. Il est à noter que les valeurs de différence de contenu foliaire peuvent prendre des valeurs positives ou négatives selon qu'il s'agit d'un accroissement ou d'une diminution du contenu du feuillage. Il en est de même pour les échanges entre les précipitations et le feuillage qui peuvent présenter des valeurs positives ou négatives selon qu'il s'agit de lessivage ou d'interception des éléments.

1.2.10 Schématisation

Après l'échantillonnage et l'évaluation des différents paramètres régissant le système, la schématisation des interactions entre la précipitation et le couvert forestier a été réalisée à l'aide du logiciel *STELLA II* version 3.0.7 (Richmond *et al.* 1987). Ce logiciel permet de schématiser un système dynamique et de répondre à des hypothèses qui se posent face à lui. Il s'agit d'un logiciel convivial dont la capacité d'analyse est très utile pour comprendre l'écosystème. *STELLA* permet d'illustrer et de tester les concepts et les relations qui prennent place dans un système donné. Le principal avantage de ce logiciel est qu'il oblige à une certaine cohérence dans la description du système. En effet, dans un système, l'ensemble des variables considérées interagissent entre elles : une schématisation adéquate devrait permettre de mieux comprendre ces interactions. En schématisant l'écosystème, le logiciel permet de déduire différents facteurs qui régissent le comportement dynamique des éléments ; il permet d'observer les interactions d'intérêt tout en obligeant l'utilisateur à considérer l'ensemble des interactions qui régissent le système (Duchesne *et al.* 1996).

1.2.11 Bilan annuel et évaluation de l'erreur

La dernière étape de cet exercice était d'évaluer le bilan annuel des flux d'éléments ainsi que l'erreur associée à cette évaluation. Pour sa part, le bilan annuel a été évalué en effectuant la sommation des 50 observations disponibles pour l'année 1997.

Pour ce qui est de l'erreur associée aux moyennes présentées dans le bilan, elle a été évaluée d'abord en calculant l'erreur type associée aux variables échantillonnées (précipitations, feuillage et litière) pour chaque moment d'observation. Dans le cas des pluvio-lessivats, l'évaluation de l'erreur est tirée de Houle *et al.* (2000) étant donné l'absence de données relatives à la variabilité de ce paramètre. Par la suite, l'erreur type a été intégrée au modèle de manière à évaluer l'erreur associée à chaque pas de simulation pour l'ensemble des variables. Les erreurs ont été évaluées en considérant les propriétés de la variance dans l'évaluation de l'erreur type associé à chaque type d'opération (équations 8 à 15). Finalement, l'erreur a été considérée pour l'ensemble de l'année 1997.

$$ET(\bar{X} + \bar{Y}) = \sqrt{[ET(\bar{X})]^2 + [ET(\bar{Y})]^2} \quad (8)$$

$$ET(\bar{X} - \bar{Y}) = \sqrt{[ET(\bar{X})]^2 + [ET(\bar{Y})]^2} \quad (9)$$

$$ET(\bar{X} * \bar{Y}) = \sqrt{\bar{Y}^2 \left[ET(\bar{X})\right]^2 + \bar{X}^2 \left[ET(\bar{Y})\right]^2} \quad (10)$$

$$ET(\bar{X}/\bar{Y}) = \sqrt{\frac{1}{\bar{Y}^2}\left[ET(\bar{X})\right]^2 + \frac{\bar{X}^2}{\bar{Y}^4}\left[ET(\bar{Y})\right]^2} \quad (11)$$

$$ET(c + \bar{X}) = ET(\bar{X}) \quad (12)$$

$$ET(c - \bar{X}) = ET(\bar{X}) \quad (13)$$

$$ET(c * \bar{X}) = c * ET(\bar{X}) \quad (14)$$

$$ET(c/\bar{X}) = \frac{c}{\bar{X}}\left[ET(\bar{X})\right] \quad (15)$$

où : ET = erreur type

$\bar{X}$ = moyenne échantillonnale d'une première variable

$\bar{Y}$ = moyenne échantillonnale d'une seconde variable

c = constante.

1.3 Résultats

Toutes les valeurs mensuelles obtenues sont présentées sous la forme de séries temporelles, soit en fonction du temps. Les moyennes obtenues par échantillonnage ainsi que les erreurs types associées sont présentées en annexe.

1.3.1 Précipitations incidentes et pluvio-lessivats

L'échantillonnage des précipitations indique un fort enrichissement en P, K, Ca et Mg lorsque la précipitation traverse le couvert forestier et principalement durant la période où le feuillage est présent (15 mai au 15 octobre) (figure 1.2). Cependant, durant cette période, on observe une diminution de la charge en azote correspondant à une prise en charge par le couvert forestier.

La période d'étude en 1997 compte 50 récoltes hebdomadaires. Cependant, pour ce qui est de la précipitation incidente et du pluvio-lessivat, on remarque que les séries temporelles ne sont pas complètes ; en effet les récoltes prévues pour le 22 avril, le 29 avril, le 5 mai, le 13 mai, le 9 juin et le 27 octobre sont manquantes. Trois raisons expliquent ces manques ; premièrement, la plupart des données manquantes résultent du fait que le site est inaccessible très tôt au printemps pour les récoltes du 22 avril au 13 mai ; deuxièmement, tôt à l'automne de 1997 (récolte du 27 octobre), il y a eu une tempête de neige précoce qui a causé l'élimination de la récolte. Finalement, le volume d'eau récolté le 9 juin était insuffisant pour réaliser l'analyse en laboratoire. Cependant, ces cas ont peu affecté l'étude en cours. En effet, les données manquantes tôt au printemps ou tard à l'automne influencent peu le lessivage étant donné l'absence de feuillage durant cette période. Pour ce qui est du faible volume, son impact sur le lessivage est négligeable étant donné la faible quantité d'eau considérée.

1.3.2 Minéralomasse foliaire

Pour ce qui est de l'échantillonnage du feuillage, on observe une grande similarité entre les trois essences considérées (figure 1.3) qui montrent un patron semblable, soit une augmentation rapide au début de la saison de croissance pour l'ensemble des éléments, puis un plateau et une chute de concentration à la fin de la saison de croissance pour N, P, et K. Ca et Mg se comportent différemment avec respectivement une augmentation graduelle et une diminution graduelle tout au long de la saison de croissance. On remarque que le contenu foliaire est supérieur pour l'érable à sucre, suivi du bouleau jaune et du hêtre à grandes feuilles pour l'ensemble des éléments mis à part l'azote, où le hêtre présente un contenu plus élevé que le bouleau. Ramené à l'échelle du peuplement, le patron de croissance est très semblable (figure 1.4).

1.3.3 Chute de litière

L'échantillonnage de la litière indique que l'érable à sucre subit une chute de feuillage beaucoup plus graduelle que les deux autres essences (figure 1.5). En effet, la chute des feuilles d'érable débute plus tôt à l'été et se fait de façon graduelle avec une chute finale plus faible que celle du bouleau et du hêtre.

1.3.4 Dépôts secs

Comme le mentionne Ulrich (1983), la méthode d'estimation des dépôts secs repose sur deux prémisses. Premièrement, l'addition de dépôts secs ne doit pas modifier le rapport X/Na des précipitations. Deuxièmement, l'addition de Na doit être directement indicatrice d'une augmentation des dépôts secs.

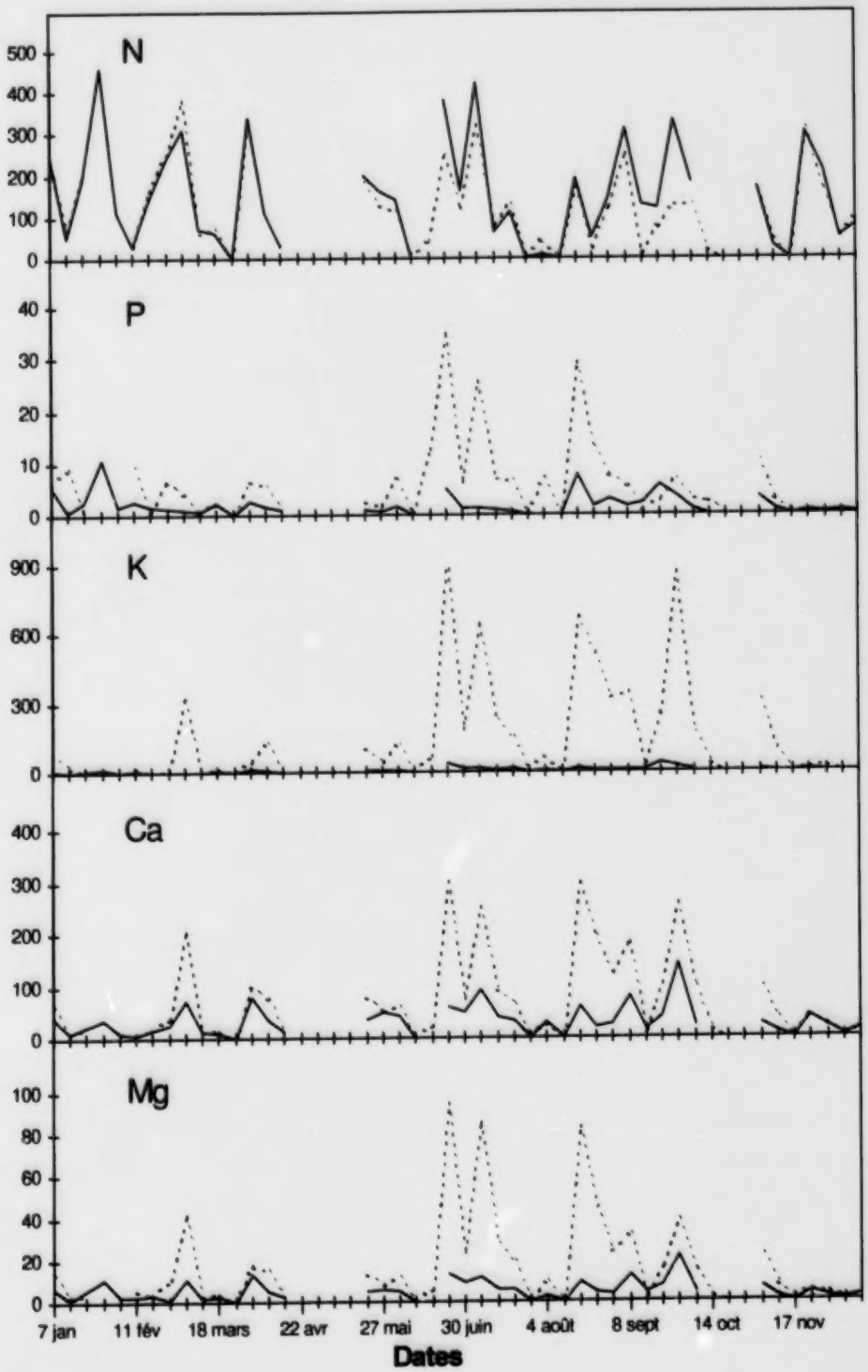


Figure 1.2. Apport d'éléments sous forme de précipitation incidente (——) et de pluvio-lessivats (----) en fonction du temps.

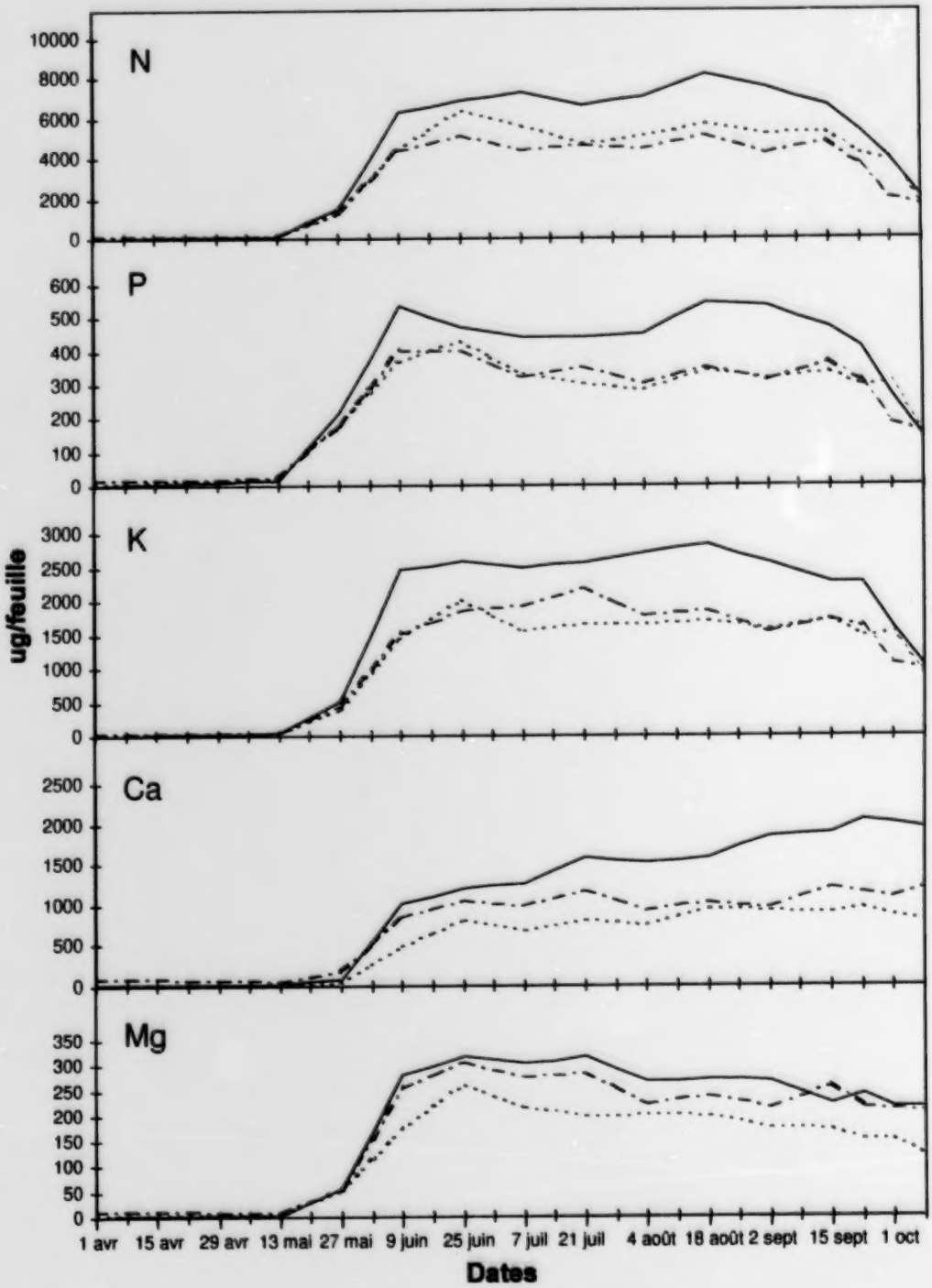


Figure 1.3. Contenu en éléments d'une feuille d'ERS (——), de BOJ (- · · · -) et de HEG (·····) en fonction du temps.

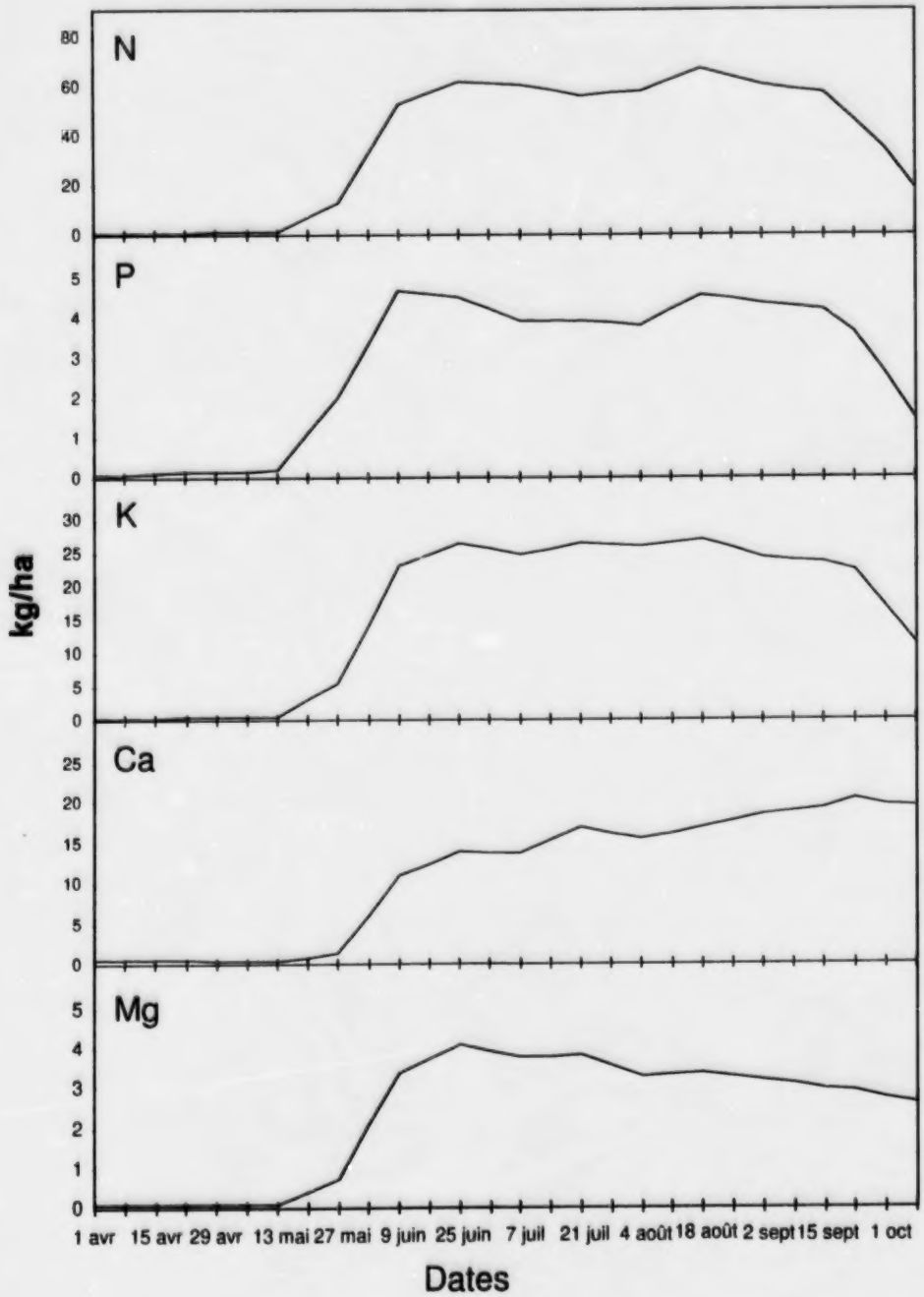


Figure 1.4. Réservoir d'éléments contenu dans le feuillage en fonction du temps.

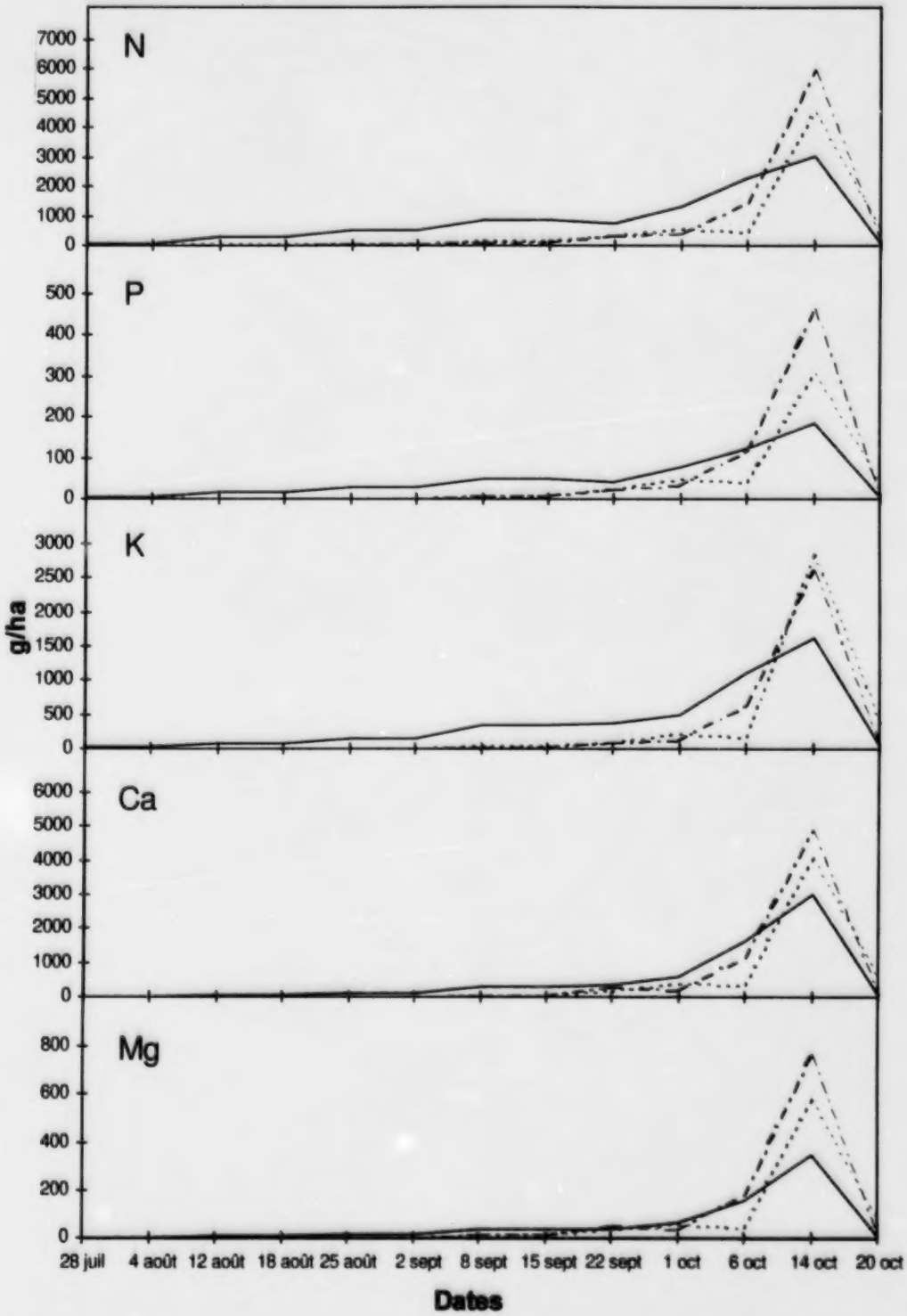


Figure 1.5. Réservoir d'éléments atteignant le sol par la chute de feuillage pour l'ERS (——), le BOJ (– – –) et le HEG (·····) en fonction du temps.

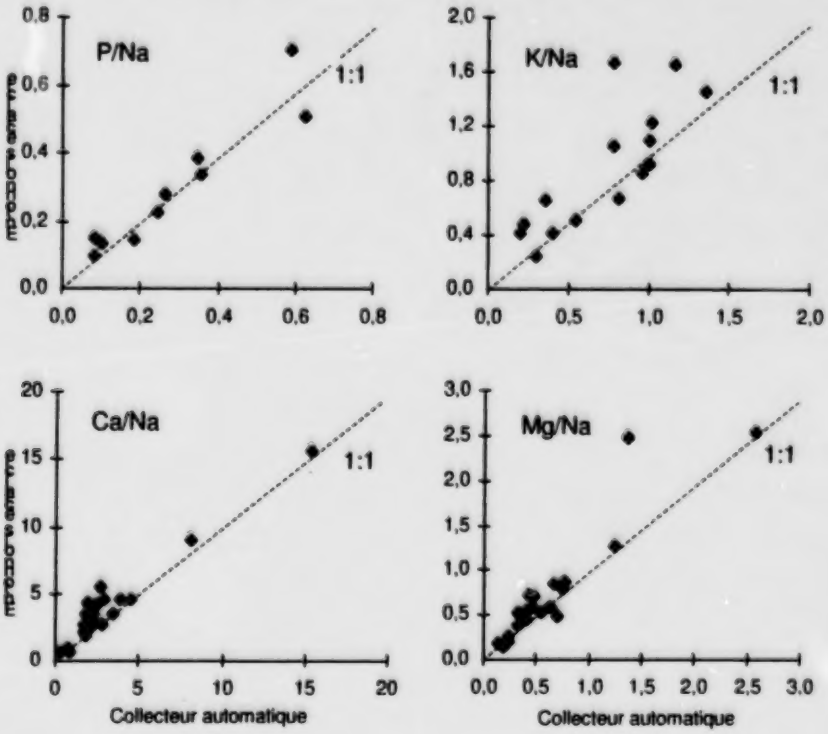


Figure 1.6. Relation entre les rapports X/Na des précipitations récoltées par les entonnoirs (vrac) et le collecteur automatique (précipitations humides seules). Les deux types de collecteurs sont situés dans l'éclaircie.

Afin de vérifier la première prémisse, nous avons comparé les valeurs du collecteur automatique (récolte des dépôts humides) avec les valeurs des entonnoirs qui recueillent les dépôts sous forme humide ainsi qu'une certaine partie de dépôts secs qu'on retrouve sur les parois des entonnoirs dans l'éclaircie. L'addition de dépôts secs dans les entonnoirs n'affecte que faiblement le rapport des éléments étudiés sur le Na (figure 6). En effet, un test de *t* apparié ne révèle aucune différence très significative pour P ($p = 0,678$), K ($p = 0,052$) ainsi que Mg ($p = 0,073$). Cependant, la relation tend à sous-estimer légèrement les dépôt secs de Ca alors que le rapport Ca/Na dans les entonnoirs est significativement supérieur à celui qu'on observe dans le collecteur automatique ($p < 0,001$).

Pour ce qui est de la seconde prémisse, la figure 1.7 exprime la relation qui existe entre l'enrichissement en Na dans les pluvio-lessivats et le nombre de jours sans pluie entre les récoltes hebdomadaires.On observe une relation exponentielle entre ces deux variables. En effet, plus le

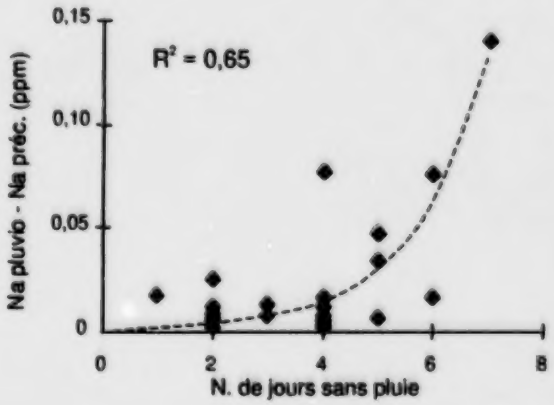


Figure 1.7. Relation entre l'enrichissement en Na sous le couvert forestier et le nombre de jours sans pluie.

nombre de jours sans pluie augmente, plus l'enrichissement en Na augmente. On sait que l'addition de dépôts secs dépend du nombre de jours sans pluie. On peut donc conclure que l'addition en Na dans les pluvio-lessivats est un bon indicateur de l'enrichissement en dépôts secs.

L'évaluation des dépôts secs permet de construire de nouvelles séries temporelles qui présentent la quantité de dépôts secs ainsi qu'une nouvelle série de dépôts totaux lorsqu'on additionne les dépôts secs et la précipitation incidente échantillonnée (figure 1.8). Les résultats indiquent un enrichissement important par les dépôts secs, principalement durant la période où le feuillage est présent. Il est à noter que l'évaluation des dépôts secs ne peut être réalisée pour l'azote, étant donné que cet élément est majoritairement absorbé ou consommé par le couvert forestier. En d'autres mots, on retrouve moins d'azote dans les pluvio-lessivats que dans la précipitation incidente.

1.3.5 Lessivage et interception

Le lessivage et l'interception sont illustrés à la figure 1.9. Les résultats indiquent la présence de pertes d'éléments par le feuillage pour ce qui est de P, K, Ca et Mg, alors qu'on estime une prise en charge par le couvert forestier de l'azote provenant des précipitations. Les valeurs d'interception de cet élément sont conservatrices étant donné qu'on ne connaît pas l'apport réel sous forme de dépots secs. De plus, les calculs montrent occasionnellement une faible interception de P et de Ca par le couvert forestier. On remarque que le lessivage est principalement présent durant la saison de croissance quand le feuillage est présent. Cependant, il y a tout de même un certain lessivage provenant des branches et des bourgeons en période hivernale.

1.3.6 Accrétion et résorption foliaire

L'étape finale de calcul est l'évaluation du flux d'éléments entre le feuillage et les ramilles des arbres. L'équation 7 présentée dans la méthodologie permet la création de deux nouvelles séries temporelles correspondant aux flux d'éléments entre les ramilles et le feuillage (figure 1.10). Les calculs montrent un fort flux d'éléments entre les ramilles et le feuillage, flux nécessaire à la croissance des feuilles en début de saison. Par la suite, on estime quelques oscillations qui apparaissent durant la saison de croissance, suivies d'une forte résorption des éléments N, P et K. Pour Ca et Mg, les fluctuations sont de moindre importance et surviennent graduellement tout au cours de la saison de croissance. Comme l'indiquent les valeurs cumulatives en traits pointillés, le transport d'éléments du feuillage vers les ramilles constitue une part importante de la quantité d'éléments nécessaire à la croissance du prochain feuillage.

1.3.7 Bilan annuel

À partir de l'évaluation temporelle du cycle biochimique, il est possible de calculer un bilan annuel pour l'ensemble des paramètres considérés (tableau 1.7). Les dépôts secs estimés sont un apport important dans l'écosystème. On observe une addition de plus de 20 % des dépôts humides pour l'ensemble des éléments et un taux atteignant 32 % pour Ca. L'erreur relative associée aux dépôts secs s'élève à 8, 27, 15, et 16 % pour P, K, Ca et Mg respectivement. Comme nous l'avons mentionné précédemment, la méthode utilisée ici ne permet pas d'évaluer les dépôts secs d'azote.

Pour ce qui est du lessivage et de l'interception, on remarque que la pluie incidente parvient à lessiver l'ensemble des éléments, mis à part l'azote qui est pris en charge par le couvert végétal. Le lessivage est particulièrement important pour ce qui est du potassium, qui vient augmenter près de 18 fois l'apport atmosphérique qui atteindra le sol forestier. L'erreur relative associée au lessivage est de 19, 16, 6, 9 et 21 % pour N, P, K, Ca et Mg respectivement.

L'accrétion foliaire représente le transport d'élément des ramilles au feuillage. Il est à noter qu'un lessivage important vient augmenter la quantité d'éléments nécessaires à la formation du feuillage. Ici, l'accrétion foliaire ne présente pas la quantité maximale qu'on retrouve dans le feuillage au cours de la saison de croissance, mais bien la quantité nécessaire à la croissance des feuilles, à laquelle s'ajoute la quantité d'éléments lessivés. Par exemple, un élément qui est fortement lessivé occasionnera une accrétion plus grande pour former le feuillage annuel. L'erreur relative associée à l'accrétion foliaire est inférieure à 10 % pour l'ensemble des éléments.

L'évaluation de la résorption indique que tous les éléments sont en cause dans ce mécanisme. La résorption permet une économie de près de 65 % pour l'azote et le phosphore et de 42 %, 31 % et 10 % respectivement pour le potassium, le magnésium et le calcium. L'erreur relative associée à l'évaluation de la résorption est inférieure à 12 % pour l'ensemble des éléments. En considérant l'accroissement foliaire et la résorption, il est possible d'évaluer le besoin net en éléments pour la production de feuillage, par différence entre l'accrétion et la résorption foliaire.

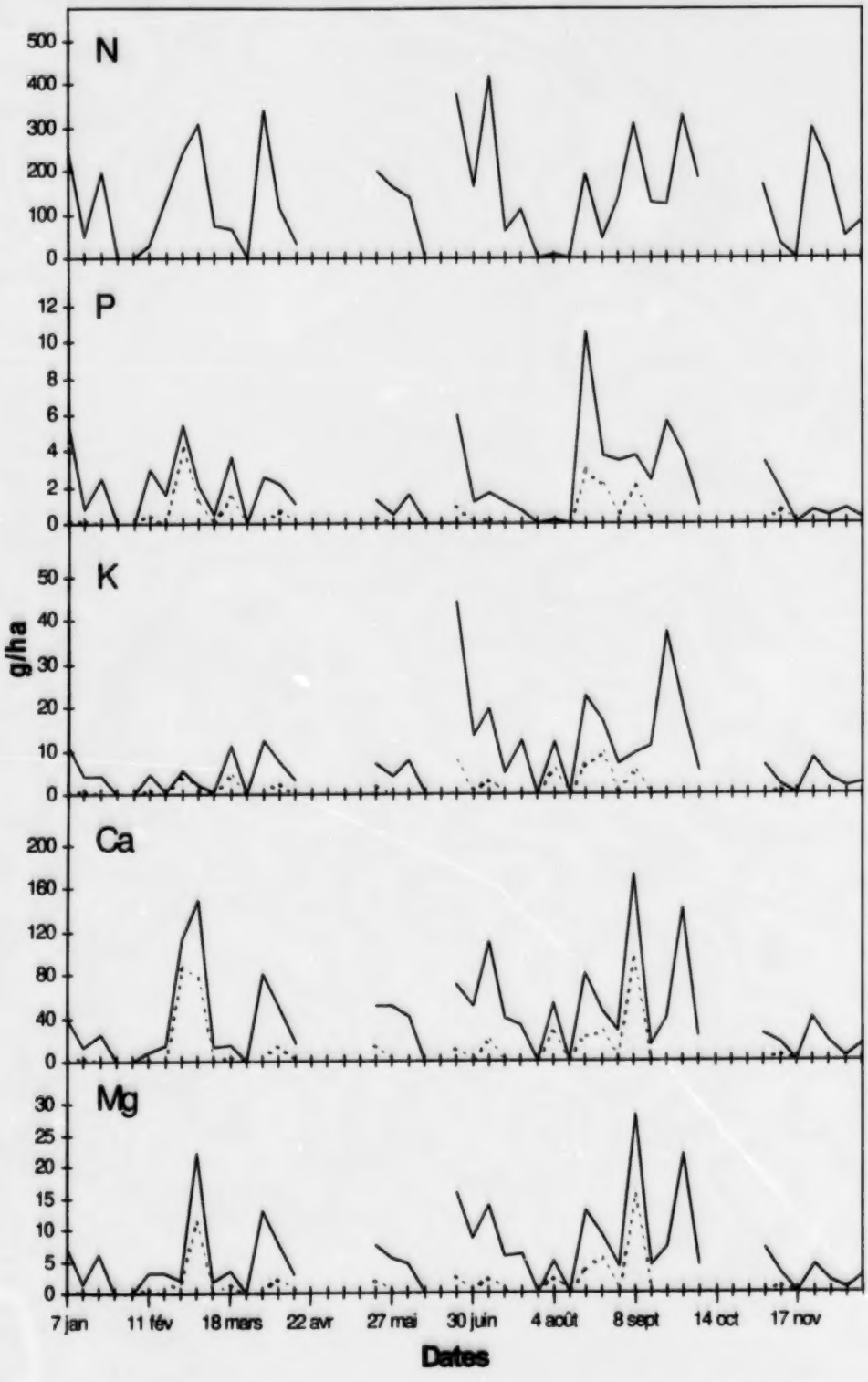


Figure 1.8. Apport d'éléments sous forme de dépôts secs (----) et total des dépôts (——) en fonction du temps.

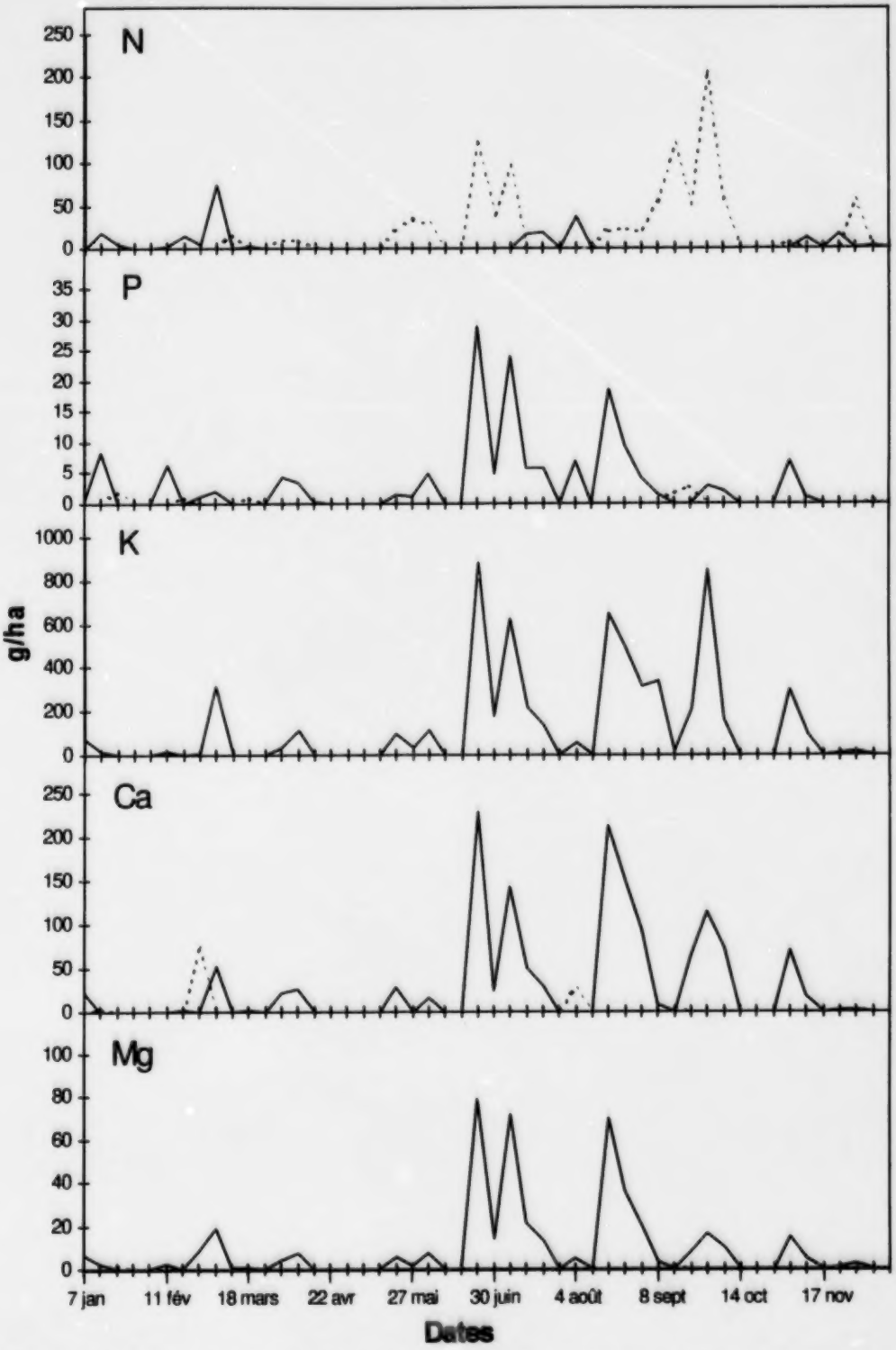


Figure 1.9. Réservoir d'éléments passant par le couvert végétal sous forme de lessivage (——) et d'interception (----) en fonction du temps.

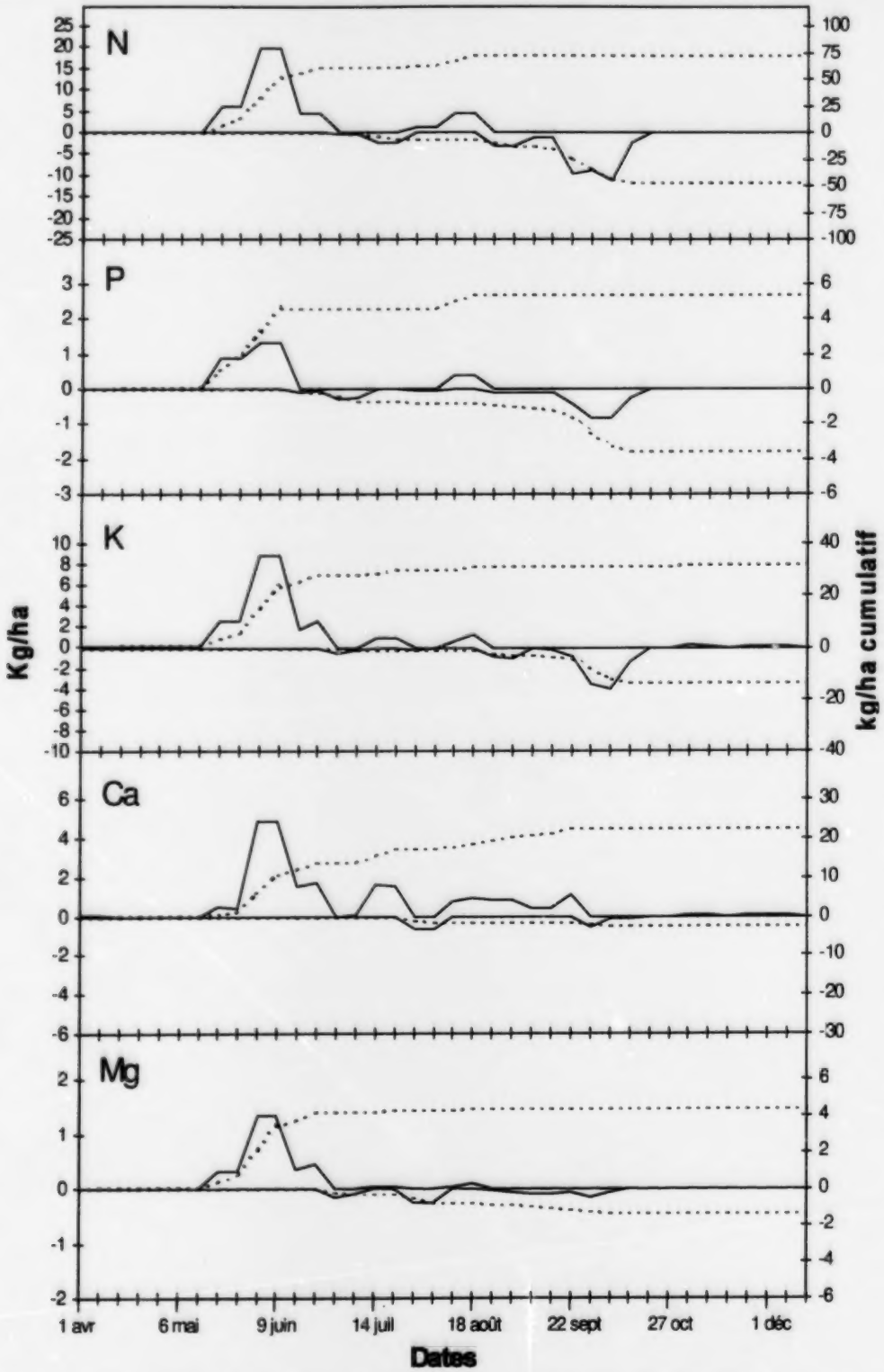


Figure 1.10. Accrétion et résorption foliaire (valeurs positives et négatives respectivement) en fonction du temps. Les traits pointillés expriment les valeurs cumulatives.

Tableau 1.7. Bilan de l'année 1997 du cycle biochimique du bassin versant du lac Clair

	N	P	K	Ca	Mg
			kg ha^{-1}		
Dépôts atmosphériques	5,76	0,09	0,36	1,69	0,25
	(0,053)	(0,004)	(0,021)	(0,039)	(0,045)
Dépôts humides	5,76	0,07	0,30	1,28	0,20
	(0,053)	(0,004)	(0,019)	(0,023)	(0,045)
Dépôts secs	n.e[1]	0,02	0,06	0,41	0,05
		(0,002)	(0,008)	(0,031)	(0,004)
Lessivage [interception]	[0,78]	0,14	6,35	1,34	0,46
	(0,073)	(0,011)	(0,174)	(0,060)	(0,049)
Pluvio-lessivat	4,98	0,23	6,71	3,03	0,71
	(0,050)	(0,010)	(0,173)	(0,046)	(0,019)
Accrétion foliaire	72,29	5,43	31,93	22,56	4,41
	(3,011)	(0,247)	(1,173)	(0,802)	(0,186)
Résorption foliaire	46,84	3,52	13,30	2,33	1,35
	(1,460)	(0,115)	(0,791)	(0,087)	(0,055)
Chute de litière	26,23	1,77	12,28	18,88	2,60
	(0,753)	(0,063)	(0,196)	(0,586)	(0,091)
Besoin net pour la	25,45	1,91	18,63	20,22	3,06
production du feuillage	(3,346)	(0,272)	(1,414)	(0,807)	(0,194)

[1] n.e. : non estimé.

Note : Les chiffres entre parenthèses présentent l'erreur type calculée associée à la valeur moyenne.
Lessivage et interception = dépôts humides + dépôts secs – pluvio-lessivats.
Résorption foliaire = accrétion foliaire – lessivage – chute de litière.
Besoin net = accrétion foliaire – résorption foliaire = chute de litière + lessivage.

1.4 Discussion

Dans la présente étude, les pluvio-lessivats, la chute de litière, les dépôts secs ainsi que la variable temporelle ont été considérés pour évaluer la résorption. L'étude a permis de démontrer l'importance de considérer l'ensemble de ces paramètres dans cette évaluation.

Premièrement, le suivi au cours de la saison de croissance a permis d'identifier des flux d'éléments qui ont une influence majeure sur l'évaluation du taux de résorption. Les flux d'éléments entre les feuilles et les ramilles surviennent non seulement durant la période de sénescence, mais tout au long de la saison de croissance. Il s'avère donc primordial de considérer la variable temporelle dans l'évaluation du besoin net pour la production du feuillage annuel.

Deuxièmement, l'évaluation des dépôts secs et des pluvio-lessivats a modifié considérablement l'estimation du taux de résorption. Bien que nombre d'études négligent ce procesus, sans l'évaluation des dépôts secs et du lessivage foliaire, le taux de résorption serait surestimé de 19, 6, et 10 % pour K, Ca et Mg respectivement. Contrairement à ceux de quelques auteurs (Chapin et Kedrowski 1983, Killingbeck *et al.* 1990), nos résultats indiquent l'importance de considérer le lessivage dans l'évaluation de la résorption.

Pour ce qui est du taux de résorption, les résultats recensés dans la littérature sont extrêmement variables. Par exemple, pour l'azote, les taux de résorption varient de 36 (Ryan et Bormann 1981) à 82 % (Chapin et Kedrowski 1983) alors que

notre étude démontre un taux de 65 %. Le phosphore présente un taux de résorption semblable à celui de l'azote. La dominance de la résorption de P et N est largement documentée dans la littérature (Fife et Nambiar 1982, Staff 1982, Escudero *et al.* 1992). Pour le potassium, les taux recensés varient de 36 (Oland 1963) à 63 % (Ostman et Weaver 1982) comparativement à notre étude qui évalue à 42 % le taux de résorption. Il est à noter que dans la présente étude, K présente la plus grande variabilité associée à l'évaluation de la résorption. Dans le cas de Ca et de Mg, les deux éléments qui sont déficients dans le bassin versant, il appert que le taux de résorption y est particulièrement élevé. Pour Mg en effet, les taux de résorption recensés varient de 0 (Potter *et al.* 1987) à 20 % (Helmisaari 1992b) alors que nous l'évaluons à 31 %. Dans le cas de Ca, nous évalue un taux de résorption de 10 %. La littérature rapporte rarement un taux de résorption pour Ca alors que la plupart des études concluent à une mobilité nulle de cet élément ; cependant, Ostman et Weaver (1982) concluent à un taux de résorption de 11,5 % dans des peuplements de *Quercus prunus* L. Ces résultats ont été rapportés par un suivi temporel des changements de concentration foliaire et de la portion d'élément perdue par lessivage et par la chute de la litière. La méthode utilisée par ces chercheurs est comparable à celle de la présente étude. Il semble donc que l'intégration de ces différents paramètres permette de déceler une certaine mobilité de Ca.

Globalement, il semble que les taux évalués se situent dans l'intervalle des valeurs recensées mais qu'une comparaison entre les différentes études est difficilement réalisable étant donné les différences importantes qui sont occasionnées, entre autres, par les variables considérées, le type de couvert végétal et les caractéristiques édaphiques.

La présente étude a été coûteuse sur le plan de l'échantillonnage. Cependant, il appert que l'estimation de la résorption foliaire se doit d'inclure les principales variables qui régissent ce processus afin de pourvoir aux besoins de connaissance sur le taux réel d'éléments résorbés. En accord avec Ryan et Bormann (1981), bien que les ressources ne soient pas toujours disponibles, l'évaluation de la résorption à l'échelle du peuplement doit considérer les principales interactions qui surviennent entre la précipitation incidente et le feuillage du couvert forestier.

Une étude portant sur le cycle biochimique a fait le bilan annuel en cations basiques pour le bassin versant sur une période de six ans (Houle *et al.*, 1997). Un bilan a été établi pour le profil de sol en tenant compte de l'apport des précipitations, du prélèvement net par la végétation, de la sortie à l'exutoire et du taux d'altération. Ce bilan montrait des pertes nettes de 0,7, 4,9 et 0,8 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ pour K, Ca et Mg respectivement. Les conclusions proposent qu'étant donné la faible dimension des réservoirs échangeables de Ca (200 $kg.ha^{-1}$) et Mg (27 $kg.ha^{-1}$), la productivité de la forêt pourrait en être affectée dans un avenir rapproché.

Après cette constatation, une question se pose. Le cycle biochimique est-il affecté par le bilan biogéochimique négatif ? En d'autres mots, le mécanisme de résorption est-il augmenté de manière à répondre à une diminution du prélèvement annuel nécessaire à la croissance des feuilles ? L'absence d'études comparables dans la littérature ne nous permet pas de répondre à cette question. Un dispositif expérimental à donc été mis en place afin de vérifier si le mécanisme de résorption est influencé par la qualité de la solution de sol (v. chapitre suivant).

Chapitre deux

Influence de la disponibilité de l'azote dans la solution de sol sur le mécanisme de résorption de l'érable à sucre et du bouleau jaune

Le mécanisme de résorption survenant avant la sénescence des feuilles est un des principaux mécanismes par lequel les plantes augmentent leur efficacité nutritionnelle (Aber et Melillo 1991, Del Arco *et al.*1991, Miller 1986, Poter *et al.* 1987, Ryan et Borman 1982). Ce mécanisme est influencé par des facteurs environnementaux comme la qualité de la lumière (Goldthwaite et Laetsch 1967), la température (Lahiri et Singh 1969) et le taux d'humidité du sol (Shaner et Boyer 1976). Ce mécanisme est aussi fonction de la génétique propre à l'espèce (Escudero *et al.* 1992). Cependant, la littérature est contradictoire lorsqu'il s'agit de déterminer l'influence de la composition de la solution de sol sur le mécanisme de résorption. Par exemple, Del Arco *et al.* (1991) concluent qu'à la suite d'applications d'azote, la quantité d'azote résorbée est grandement influencée par les facteurs environnementaux et peu, par l'azote disponible. À l'opposé, Helmisaari (1992a) a observé que le taux de résorption est moindre sur les sites fertilisés en engrais azoté. Étant donné ces contradictions et afin d'approfondir l'étude sur le mécanisme de résorption, nous avons réalisé une expérience en serre. L'objectif de cette expérience consistait à vérifier si le mécanisme de résorption est un mécanisme d'acclimatation à la disponibilité de l'azote dans la solution de sol. L'hypothèse de départ est que le taux de résorption de l'azote devrait être inférieur pour les plantes croissant sur des sols où cet élément est largement disponible.

2.1 Méthodologie

La première étape de l'expérience a été la germination de graines d'érable à sucre et de bouleau jaune. Dans le cas de l'érable à sucre, les samares ont été préalablement stratifiées en les trempant dans l'eau courante durant une période de trois semaines. Par la suite, les graines des deux essences ont été enfouies dans un substrat de perlite humecté régulièrement afin de provoquer la germination.

Par la suite, 48 semis de chaque essence ont été disposés dans des contenants de 2 L contenant uniquement de la perlite comme substrat. Ils ont été séparés en quatre groupes faisant chacun l'objet d'un traitement distinct. Les 96 semis ont été disposés de façon complètement aléatoire en deux blocs à raison de 24 semis de chaque essence par bloc. Les traitements appliqués consistaient en l'application de quatre solutions à taux d'azote variable (tableau 2.1).

La période de croissance des semis a été réalisée en serre et échelonnée sur une période de quatre mois. La durée de l'éclairement était de 18 heures et la température, de 20 °C et de 15 °C la nuit. Une fois par semaine, une quantité de 500 mL de solution était ajoutée au substrat et ce, pour toute la durée de l'expérience. La composition des solutions utilisées (tableau 2.1) est celle de la solution proposée par Edward *et al.* (1996).

Tableau 2.1. Composition des solutions nutritives pour chacun des traitements d'azote

	A (0,5 N)	B (1N)	C (2N)	D (4N)
KH_2PO_4	0,25 mM	0,25 mM	0,25 mM	0,25 mM
$Ca(NO_3)_2 . 4H_2O$	0,50 mM	0,50 mM	0,50 mM	0,50 mM
K_2SO_4	0,25 mM	0,25 mM	0,25 mM	0,25 mM
$MgSO_4 . 7H_2O$	0,50 mM	0,50M	0,50 mM	0,50 mM
NH_4NO_3	0 mM	0,50 mM	1,50 mM	3,50 mM
Fe DTPA	75 µM	75 µM	75 µM	75 µM
B	46 µM	46 µM	46 µM	46 µM
Mn	9 µM	9 µM	9 µM	9 µM
Zn	0,8 µM	0,8 µM	0,8 µM	0,8 µM
Cu	0,3 µM	0,3 µM	0,3 µM	0,3 µM
Mo	0,05 µM	0,05 µM	0,05 µM	0,05 µM
Total N	**1 mM**	**2 mM**	**4 mM**	**8 mM**

Tableau 2.2. Conditions environnementales régissant la croissance des semis durant la période de sénescence

Semaine	Durée de luminosité (Heure)	Température (°C jour/nuit)
1	16	15-10
2	16	15-10
3	14	10-5
4	14	10-5
5	12	5-0
6	12	5-0
7	10	0-0
8	8	0-0

Tableau 2.3. Décomposition des degrés de liberté du dispositif expérimental

Source de variation	d.l.
blocs	1
traitement d'azote	3
essences	1
traitement x essence	3
récolte	1
récolte x traitement d'azote	3
récole x essences	1
récolte x traitement x essences	3
erreur exp.	15
(T*B)+(E*B)+(T*E*B)+(R*B)+(R*T*B)+(R*E*B)+(R*E*T)	
erreur d'échantillonnage BTR (s-1)	64
Total	**95**

La moitié des plants a été prélevée après une croissance saisonnière de quatre mois. Les différentes composantes de chaque plant (feuilles, tige, racines et ramilles) ont été séparées, séchées, pesées, broyées et analysées afin de déterminer leur contenu en éléments majeurs (N, P, K, Ca et Mg) avant la période de sénescence. Par la suite, les semis restants ont été transférés en chambre de croissance où il ont subi des conditions où la température et la durée de jour ont été abaissées progressivement de manière à provoquer la sénescence sur une période de deux mois (tableau 2.2). Après la chute des feuilles, les semis et les feuilles ont été récoltés et analysés afin de déterminer le contenu en éléments de chaque composante.

Le contenu total en azote des tissus foliaires a été mesuré en les digérant dans une solution de Kjeldahl. Celle-ci était analysée par spectromètre à flux continu (*FIA*) de type *Lachat AE* alors que les éléments majeurs (P, K, Ca et Mg) étaient dosés à l'aide d'un spectromètre d'émission atomique au plasma (*ICAP 9000*).

Une analyse de variance avec décomposition des contrastes polynomiaux à été réalisée sur la biomasse et sur les concentrations en éléments afin de vérifier les effets distincts ou combinés de chaque traitement. La décomposition des degrés de liberté est présentée au tableau 2.3. Par la suite, la variation de concentration en éléments fut évaluée pour les feuilles, les tiges et les racines en évaluant la différence de concentration entre la première et la deuxième date de récolte.

2.2 Résultats

2.2.1 Biomasse

L'analyse de variance réalisée sur la biomasse des feuilles révèle un effet significatif du traitement d'azote et de l'essence ($p \leq 0{,}001$). En effet, comme l'illustre la figure 2.1a, une augmentation de l'azote dans la solution du sol engendre une augmentation de la biomasse du feuillage et ce, de façon différente pour les deux essences considérées. De plus, pour l'ensemble des traitements, il y a augmentation de la biomasse du feuillage entre la première et la deuxième date de récolte (figure 2.1b, $p \leq 0{,}001$), ce qui suggère qu'il y a eu continuité du prélèvement racinaire entre les dates de récolte.

Pour ce qui est des tiges des semis, l'analyse de variance confirme l'influence de la solution de sol ($p = 0{,}017$), de l'essence ($p = 0{,}062$) et du temps de récolte ($p \leq 0{,}001$). De plus, il y a présence d'une interaction significative entre les trois traitements ($p \leq 0{,}001$, figure 2.2a). Concrètement, on constate une différence de biomasse entre les dates de récolte, en fonction de l'essence et de la disponibilité en azote dans la solution de sol (figure 2.2b).

Finalement, pour les racines des semis, il y a présence d'une influence significative de la solution de sol ($p = 0{,}007$), de l'essence ($p \leq 0{,}001$) et de la date de récolte ($p \leq 0{,}001$). Cependant, seule l'interaction traitement x date de récolte est significative ($p = 0{,}032$, figure 2.3a). En d'autres mots, on constate une augmentation de la biomasse entre les deux dates de récolte qui varie en fonction du taux d'azote disponible et qui est semblable pour les deux essences considérées (figure 2.3b).

2.2.2 Minéralomasse

Contenu en azote

Les résultats concernant le contenu en azote du feuillage sont très semblables aux résultats qui concernent la biomasse. Le contenu en azote des feuilles d'érable et de bouleau augmente linéairement en fonction de la dose d'azote ($p \leq 0{,}001$, figure 2.4a). Le contenu en azote est supérieur chez l'érable à sucre comparativement au bouleau jaune ($p \leq 0{,}001$). De plus, on observe une augmentation du contenu en azote entre les deux dates de récolte peu importe la dose d'azote appliquée ou l'essence ($p = 0{,}005$, figure 2.4b). Il est à noter que l'augmentation de contenu entre les deux dates de récolte diffère en fonction de la dose d'azote appliquée. Ces résultats confirment la continuité du prélèvement en azote entre les deux dates de récolte.

Dans le cas des tiges des semis, la variation du contenu en azote des tiges est dépendante de la dose d'azote appliquée ($p \leq 0{,}001$, figure 2.5a). Cependant, on n'observe aucune différence entre les deux essences. La variation du contenu en azote des tiges entre les deux dates de récolte diffère en fonction de la dose d'azote appliquée ($p \leq 0{,}001$, figure 2.5b) et de l'essence considérée ($p \leq 0{,}001$).

En dernier lieu, l'analyse de variance sur le contenu en azote des racines des semis confirme qu'il y a une différence de contenu entre les deux essences ($p \leq 0{,}001$, figure 2.6a) qui varie en fonction de la dose d'azote disponible ($p \leq 0{,}001$). Également, on observe une augmentation du contenu en azote entre la première et la deuxième date de récolte ($p \leq 0{,}001$, Fig.2.6b). Cette différence de contenu entre les deux dates de récolte varie en fonction de la dose d'azote appliquée, comme l'exprime l'interaction dose d'azote x date de récolte ($p = 0{,}020$).

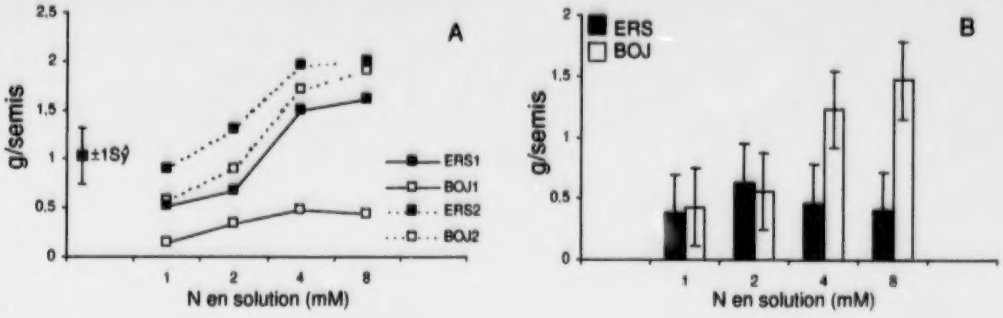


Figure 2.1. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **biomasse des feuilles** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation en biomasse des feuilles de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

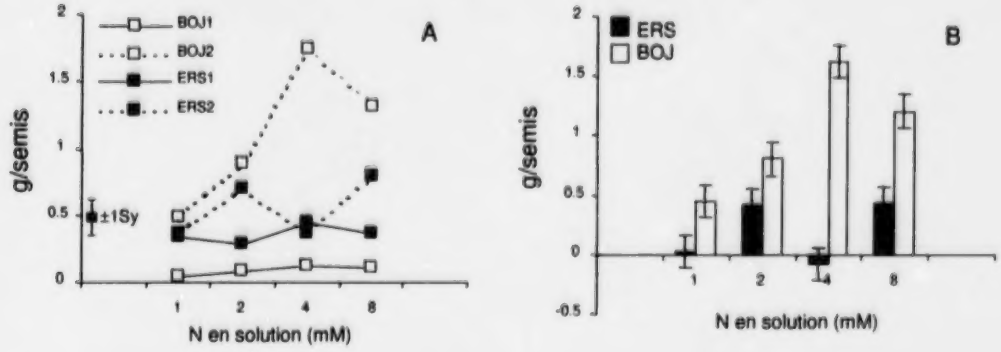


Figure 2.2. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **biomasse des tiges** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation en biomasse de la tige de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

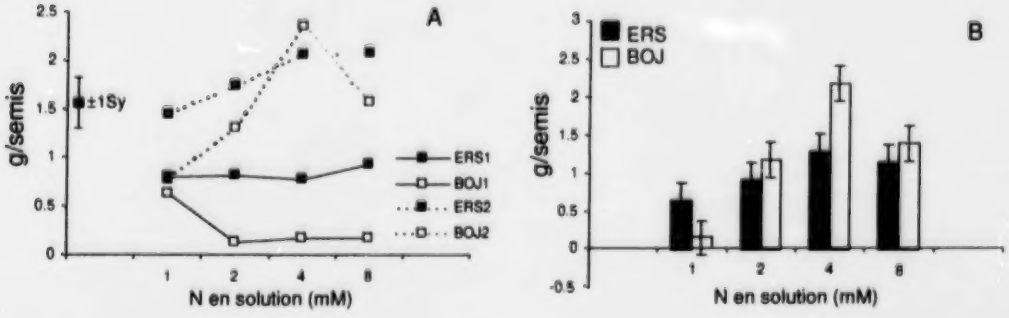


Figure 2.3. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **biomasse des racines** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation en biomasse des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

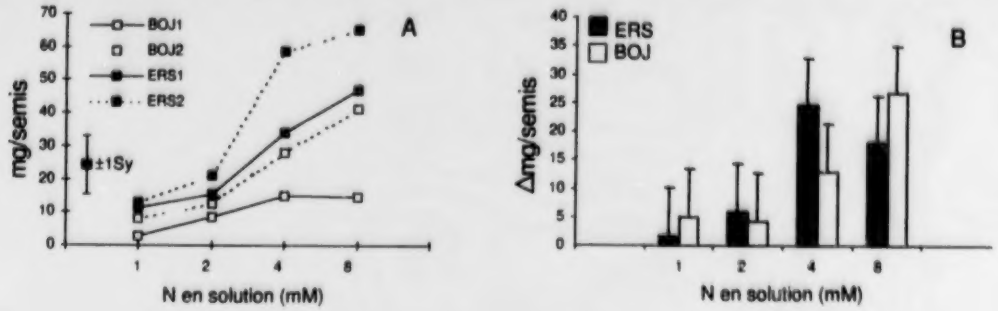


Figure 2.4. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le **contenu en azote des feuilles** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation du contenu en azote des feuilles de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

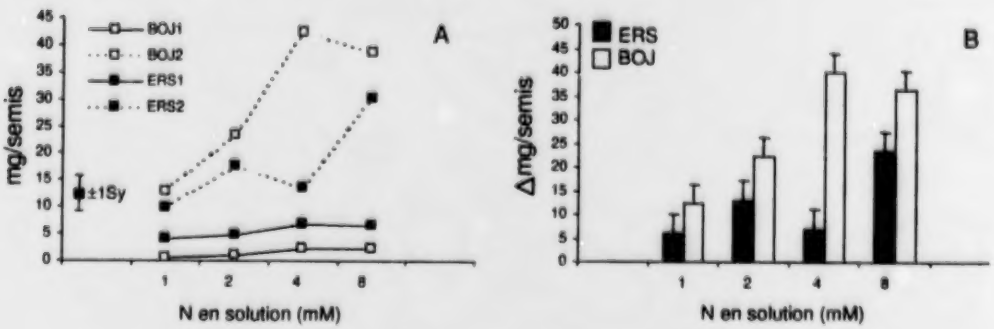


Figure 2.5. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le **contenu en azote des tiges** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation du contenu en azote des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

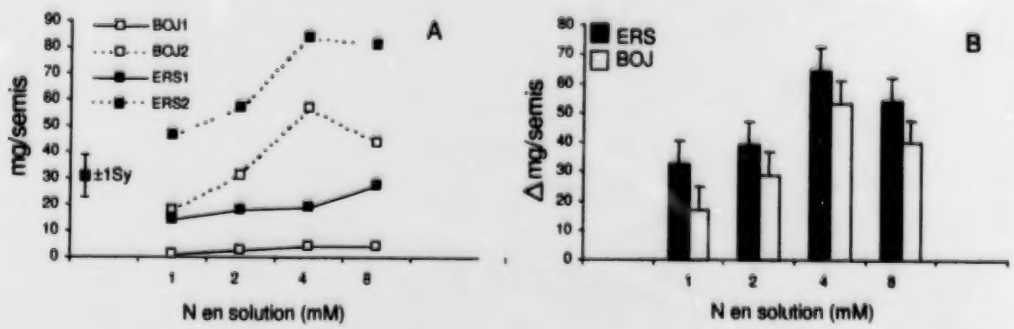


Figure 2.6. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur le **contenu en azote des racines** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur la variation du contenu en azote des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

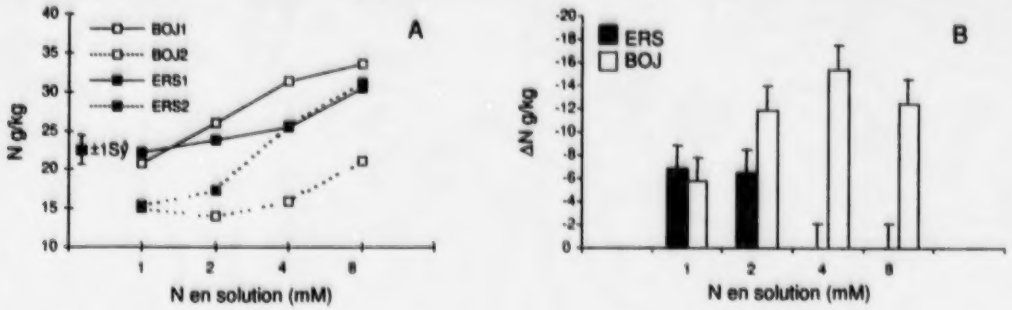


Figure 2.7. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **concentration en N du feuillage** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration du feuillage de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

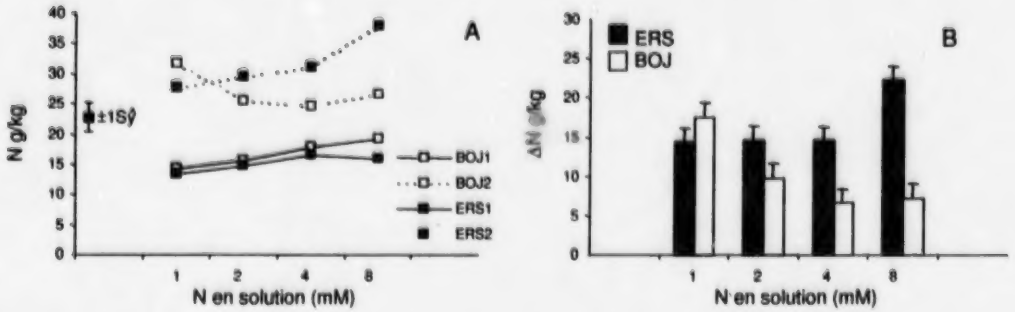


Figure 2.8. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **concentration en N des tiges** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration des tiges de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

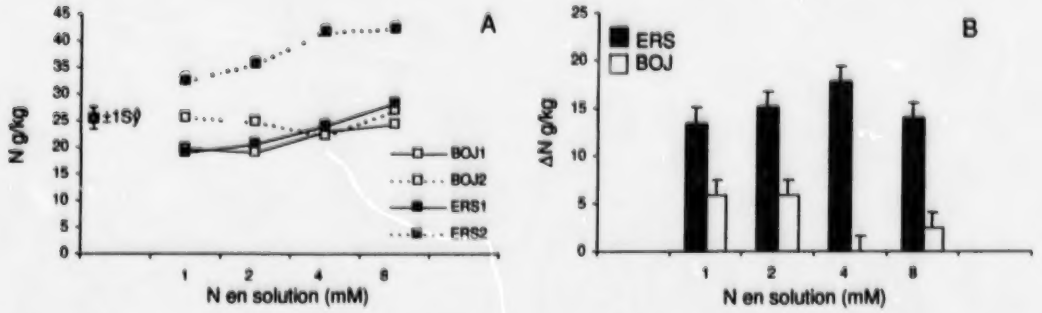


Figure 2.9. a) Effet de la disponibilité en azote et de la période de récolte sur la **concentration en N des racines** de l'érable à sucre et du bouleau jaune. Les indices 1 et 2 indiquent respectivement la récolte avant et après la sénescence. b) Effet de la disponibilité en azote sur le changement de concentration des racines de l'érable à sucre et du bouleau jaune durant la période de sénescence.

Contenu en éléments majeurs

Afin de confirmer la continuité du prélèvement durant la période de sénescence, nous avons étudié le contenu en éléments majeurs des différentes composantes des semis. Dans le cas du feuillage, il y a influence de la dose d'azote appliquée sur le contenu en P ($p \leq 0,001$), K ($p \leq 0,002$), Ca ($p \leq 0,069$) et Mg ($p \leq 0,001$). Une différence de contenu en P ($p \leq 0,001$), Ca ($p \leq 0,001$) et Mg ($p \leq 0,001$) s'observe aussi entre les deux essences alors que l'érable montre un contenu supérieur pour ces trois éléments (tableaux 2.4 et 2.5). D'autre part, on constate une augmentation de contenu de tous les éléments entre la première et la deuxième date de récolte. Ceci confirme qu'il y a eu continuité du prélèvement racinaire durant la période de sénescence et ce, pour l'ensemble des éléments considérés ($p \leq 0,001$). Il est à noter que l'influence de la dose d'azote sur le contenu en P du feuillage varie en fonction de l'essence ($p = 0,037$) et que la différence de contenu entre les deux dates de récolte varie en fonction de la dose d'azote appliquée ($p = 0,014$). En effet, la variation de contenu en P augmente pour les solutions 1 mM, 2 mM, et 4 mM alors qu'elle baisse considérablement pour la solution 8 mM. Finalement, la différence de contenu en Ca entre les deux dates de récolte est supérieure chez l'érable comparativement au bouleau ($p = 0,012$).

L'analyse de variance réalisée sur les tiges des semis révèle une influence de la dose d'azote sur le contenu en P ($p \leq 0,001$), K ($p \leq 0,001$) et Mg ($p \leq 0,001$) alors qu'une différence du contenu en Ca ($p = 0,027$) et Mg ($p = 0,006$) s'observe entre les deux essences. Dans le cas de la date de récolte, on constate une différence de contenu pour l'ensemble des éléments ($p \leq 0,001$), qui varie en fonction de la dose d'azote appliquée dans le cas de P ($p = 0,003$), K ($p = 0,024$), et Mg ($p = 0,025$). Finalement, il y a présence d'une interaction significative dose d'azote x essence x date de récolte sur le contenu en K ($p = 0,020$) et Mg ($p = 0,002$). C'est donc dire que la différence de contenu en Ca et Mg entre les deux dates de récolte dépend de l'essence et de la dose d'azote appliquée. Seuls K et Mg montrent une diminution de contenu dans les feuilles d'érable à sucre entre les deux dates de récolte pour les doses d'azote 1 mM et 4 mM (tableau 2.4).

En dernier lieu, l'analyse du contenu en éléments des racines dévoile que seul le contenu en Ca ($p = 0,004$) est influencé par la dose d'azote appliquée alors qu'on constate une différence de contenu de l'ensemble des éléments entre les deux essences ($p \leq 0,001$). Concrètement, le contenu en éléments majeurs des racines d'érable à sucre est supérieur au contenu des racines de bouleau jaune et ce, peu importe la dose d'azote appliquée. Pour ce qui est de la date de récolte, il y a augmentation du contenu de tous les éléments entre la première et la deuxième date de récolte ($p \leq 0,001$). Dans le cas de Mg, la différence de contenu entre les deux dates de récolte varie en fonction de l'essence étudiée ($p = 0,021$).

2.2.3 Concentrations

Concentration en azote

L'analyse de variance réalisée sur la concentration en azote du feuillage indique une relation linéaire significative ($p < 0,001$) en fonction de la dose d'azote appliquée. De plus, les résultats confirment l'influence combinée du traitement azoté et de l'essence sur la variation de concentration en azote entre les deux dates de récolte ($p = 0,027$; figure 2.7a), plus la concentration en azote augmente dans la solution, plus sa teneur dans le feuillage augmente. On observe une diminution importante de la concentration en N du feuillage entre la première et la deuxième récolte. Cette différence est occasionnée par le mécanisme de résorption durant la sénescence. À la suite de cette constatation, il est possible d'évaluer la résorption en fonction du traitement d'azote et de l'essence, par différence de concentration entre la première et la deuxième récolte (figure 2.7b). Les résultats révèlent que le taux de résorption est bel et bien dépendant de la disponibilité en azote dans la solution de sol. Cependant, les deux essences réagissent différemment. En effet, chez le bouleau jaune, on observe une augmentation de la résorption associée à la disponibilité en azote, tandis que chez l'érable à sucre, on observe une diminution de la résorption associée à une augmentation de la disponibilité en azote.

L'azote récupéré par résorption vient s'ajouter à l'azote dans la tige ou les racines du semis. Afin de vérifier vers quelles composantes (tige ou racine) l'azote a été transloqué, l'exercice réalisé sur le feuillage à été répété sur les tiges et les racines des semis.

Pour les tiges des semis, on constate une influence combinée de la dose d'azote, de l'essence et du temps de récolte sur la concentration en azote ($p = 0,093$) et que la décomposition des contrastes polynomiaux indique une relation linéaire entre l'essence et le temps de récolte en fonction de la dose d'azote ($p = 0,027$; figure 2.8a). L'évaluation du gain en concentration indique une réaction inverse selon

Tableau 2.4. Contenu en éléments majeurs (mg.semis^{-1}) de chaque composante des semis d'érable à sucre en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée

ERS	Feuilles				Tiges				Racines			
	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg
Récolte 1												
1N	1,4	4,2	6,8	2,6	0,7	2,9	2,0	0,6	4,1	14,7	3,1	2,4
2N	2,0	6,8	7,6	3,1	0,7	2,7	1,8	0,6	3,7	14,0	3,2	2,5
4N	3,3	15,0	9,5	5,2	0,9	4,1	2,0	0,9	3,2	12,6	1,8	1,8
8N	4,3	13,9	8,3	6,0	0,9	2,8	1,3	0,7	3,7	14,2	1,4	1,6
Récolte 2												
1N	4,0	13,2	17,8	5,4	1,2	1,9	2,5	0,5	8,1	17,3	6,3	3,8
2N	6,1	16,3	21,9	6,7	1,8	3,4	3,2	0,8	7,7	23,7	6,4	4,0
4N	11,7	26,7	26,8	10,8	1,6	2,6	2,1	0,5	9,7	26,3	5,1	4,2
8N	7,8	22,3	14,6	7,8	3,0	4,8	1,9	0,8	8,4	24,3	3,1	2,7
Variation												
1N	2,6	9,0	11,0	2,8	0,5	-1,0	0,5	-0,1	4,0	2,6	3,2	1,4
2N	4,1	9,5	14,3	3,6	1,1	0,7	1,4	0,2	4,0	9,7	3,2	1,5
4N	8,4	11,7	17,3	5,6	0,7	-1,5	0,1	-0,4	6,5	13,7	3,3	2,4
8N	3,5	8,4	6,3	1,8	2,1	2,0	0,6	0,1	4,7	10,1	1,7	1,1

Tableau 2.5. Contenu en éléments majeurs (mg.semis^{-1}) de chaque composante des semis de bouleau jaune en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée

BOJ	Feuilles (mg)				Tiges (mg)				Racines (mg)			
	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg
Récolte 1												
1N	0,5	2,5	1,3	0,9	0,1	0,7	0,3	0,1	0,3	2,0	0,2	0,2
2N	1,2	5,6	2,8	2,0	0,2	1,4	0,5	0,2	0,4	2,8	0,3	0,3
4N	1,7	8,3	3,1	2,1	0,4	2,2	0,5	0,2	0,6	2,8	0,3	0,4
8N	1,5	7,3	1,9	1,8	0,4	1,8	0,3	0,2	0,5	2,2	0,3	0,2
Récolte 2												
1N	2,5	12,6	7,4	3,6	1,4	2,5	2,2	1,0	2,2	5,7	2,5	1,8
2N	2,8	19,1	8,4	4,4	2,4	4,3	2,8	1,5	3,6	7,2	4,1	2,5
4N	4,8	26,9	10,7	6,2	4,4	9,6	4,2	2,5	6,6	13,3	4,2	4,2
8N	4,6	24,7	9,6	6,7	4,0	7,2	2,6	2,0	4,7	9,6	2,6	2,9
Variation												
1N	2,0	10,1	6,1	2,7	1,3	1,8	1,9	0,9	1,9	3,7	2,3	1,6
2N	1,6	13,5	5,6	2,4	2,0	2,9	2,3	1,3	3,2	4,4	3,8	2,2
4N	3,1	18,6	7,6	4,1	4,0	7,4	3,7	2,3	6,0	10,5	3,9	3,8
8N	3,1	17,4	7,7	4,9	3,6	5,4	2,3	1,8	4,2	7,4	2,3	2,7

l'essence (figure 2.8b). En effet, on observe une diminution du gain chez le bouleau jaune alors que l'érable à sucre montre une augmentation du gain pour le traitement à plus forte concentration d'azote.

Pour ce qui est de l'analyse effectuée sur les racines des semis, elle dévoile un effet hautement significatif de la dose d'azote, de l'essence et du temps de récolte ($p \leq 0{,}001$). De plus, on observe une interaction entre le temps de récolte et l'azote disponible ($p = 0{,}003$) (figure 2.9a). L'augmentation de concentration en N dans les racines, consécutive à la sénescence, diffère légèrement entre les traitements. On observe une réaction inverse entre les deux essences ; en effet, on voit un gain maximum pour l'érable à sucre associé au gain minimum pour le bouleau jaune à une concentration de 4 mM d'azote (figure 2.9b).

Concentration en P, K, Ca et Mg

De manière à observer l'influence de la disponibilité en azote de la solution de sol sur le taux de résorption des éléments majeurs, nous avons mené une étude de ceux-ci. Afin d'alléger le texte, une synthèse de la concentration en éléments majeurs de chaque composante des semis d'érable à sucre et de bouleau jaune est présentée aux tableaux 2.6 et 2.7 respectivement.

Dans le cas de la concentration en éléments majeurs du feuillage, on observe une influence significative de la dose d'azote sur K ($p = 0{,}072$), Ca ($p < 0{,}001$) et Mg ($p < 0{,}001$). Cependant, la dose d'azote n'affecte en rien la concentration en P du feuillage des semis. Pour sa part, la date de récolte influe sur l'ensemble des éléments considérés. Pour ce qui est des interactions, on constate une influence combinée de la date de récolte et de l'essence sur la variation de tous les éléments, ce qui signifie que la résorption en éléments majeurs varie en fonction de l'essence. Le fait saillant de l'analyse est la présence d'un effet combiné de la dose d'azote et de la date de récolte sur la concentration en K ($p < 0{,}001$) et Ca ($p < 0{,}038$). En effet, il y a diminution de la variation en K et Ca entre les deux dates de récolte associée à une augmentation de l'azote disponible dans la solution de sol, pour les deux essences considérées.

Pour ce qui est des tiges des semis, la disponibilité en azote dans la solution de sol affecte uniquement la concentration en Ca ($p = 0{,}001$) et Mg ($p = 0{,}002$). La concentration en K, Ca et Mg diffère en fonction de l'essence alors que tous les éléments sont influencés par la date de récolte. Comme dans le cas du feuillage, on observe un changement de concentration entre les deux dates de récolte qui varie en fonction de l'essence considérée. Signalons également que la disponibilité en azote dans la solution de sol affecte significativement la variation en Mg de la tige des semis, pour les deux essences considérées.

En dernier lieu, dans le cas des racines des semis on observe que la dose d'azote influe sur la concentration de l'ensemble des éléments. En revanche, la date de récolte influe uniquement sur la concentration en K, Ca et Mg alors que celle de P reste inchangée entre les deux dates de récolte. À l'instar du feuillage, la variation en K est fonction de la dose d'azote et de l'essence. Finalement, on observe une différence significative de la variation en concentration en fonction de l'essence pour K ($p < 0{,}001$) et P ($p < 0{,}001$)

2.3 Discussion

L'objectif de cette étude était de vérifier si le mécanisme de résorption est influencé par la disponibilité en éléments dans la solution de sol. L'analyse de la biomasse des semis apporte peu d'information à ce sujet. En effet, on constate qu'il y a accroissement de la biomasse entre la première et la deuxième date de récolte. Cette constatation suggère une continuité du prélèvement par le système racinaire durant la période de sénescence. Il y aurait donc présence de deux sources d'enrichissement, soit la translocation à partir des tissus des feuilles et le prélèvement par la zone des racines. Cette continuité dans le prélèvement par les racines vient brouiller les pistes du gain en éléments d'origine foliaire. Pour cette raison, l'analyse de la minéralomasse s'avérait difficile à interpréter.

Heureusement, l'analyse de la concentration en azote du feuillage nous permet d'apporter quelques réponses. En effet, l'expérience réalisée confirme l'influence de la disponibilité en azote sur le taux de résorption. Malgré l'augmentation en biomasse, on observe une diminution de la concentration en azote entre les deux dates de récolte. Ceci confirme que la variation en concentration est bel et bien le reflet de la résorption foliaire. Notre expérience confirme donc l'influence de la disponibilité en azote sur le mécanisme de résorption foliaire. En référence à l'hypothèse de départ, à savoir que le taux de résorption devrait être inférieur dans les sols où l'azote est largement disponible, il semblerait que l'acclimatation du mécanisme diffère en fonction de l'espèce considérée. La durée et le temps

Tableau 2.6. Concentration en éléments majeurs (g kg^{-1}) de chaque composante des semis d'érable à sucre en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée

ERS	Feuilles				Tiges				Racines			
	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg
Récolte 1												
1N	3,0	8,0	13,6	5,2	2,3	9,3	6,6	1,9	5,1	18,8	3,8	3,1
2N	3,1	10,3	12,1	4,7	2,6	9,4	6,4	2,2	4,9	17,9	4,1	3,2
4N	2,8	10,4	7,9	3,9	2,3	9,6	4,9	2,0	4,4	17,3	2,3	2,4
8N	3,0	9,0	5,7	3,9	2,7	8,1	3,5	2,0	3,8	15,7	1,5	1,7
Récolte 2												
1N	6,2	13,6	24,5	7,1	3,5	5,3	6,9	1,5	5,4	11,9	4,1	2,6
2N	8,6	14,1	24,2	7,0	2,9	5,2	5,6	1,2	4,6	13,8	3,8	2,4
4N	6,7	14,0	14,4	5,5	3,6	5,8	4,6	1,2	4,8	13,1	2,6	2,2
8N	5,7	11,8	9,1	4,6	3,8	5,7	2,5	1,1	4,3	11,1	1,5	1,3
Variation												
1N	3,2	5,6	10,9	1,9	1,2	-4,0	0,3	-0,4	0,3	-6,9	0,3	-0,5
2N	5,5	3,8	12,1	2,3	0,3	-4,2	- 0,8	-1,0	0,3	-4,1	-0,3	-0,8
4N	3,9	3,6	6,5	1,6	1,3	-3,8	- 0,3	-0,8	0,4	-4,2	0,3	-0,2
8N	2,7	2,8	3,4	0,7	1,1	-2,4	1,0	-0,9	0,5	-4,6	0,0	-0,4

Tableau 2.7. Concentration en éléments majeurs (g kg^{-1}) de chaque composante des semis de bouleau jaune en fonction de la date de récolte et de la solution utilisée

BOJ	Feuilles				Tiges				Racines			
	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg	P	K	Ca	Mg
Récolte 1												
1N	3,2	16,7	8,7	6,2	3,4	19,4	8,0	2,0	2,2	30,2	3,1	2,5
2N	3,4	16,3	8,6	6,0	3,3	21,5	8,0	2,1	3,6	24,9	2,8	2,0
4N	3,6	17,5	6,5	4,5	3,2	18,2	4,0	1,5	3,5	17,0	2,0	2,5
8N	3,4	18,2	6,0	4,4	3,7	19,3	3,2	1,8	3,3	16,1	1,5	1,4
Récolte 2												
1N	4,4	21,8	12,5	6,3	3,1	5,3	4,8	2,1	2,9	7,4	3,3	2,2
2N	3,1	20,6	9,4	4,9	2,8	4,9	3,2	1,6	2,8	5,4	2,9	1,9
4N	2,9	16,8	6,5	3,7	2,6	5,5	2,5	1,5	2,8	5,7	1,8	1,8
8N	2,5	12,2	4,9	4,0	3,1	5,5	2,0	1,5	3,0	5,8	1,5	1,8
Variation												
1N	1,2	5,1	3,8	0,1	-0,3	-14,1	-3,2	0,1	0,7	-22,9	0,2	-0,3
2N	0,3	4,3	0,8	1,1	-0,5	-16,6	-4,8	-0,5	-0,8	-19,5	0,1	-0,1
4N	-0,7	-0,7	0,0	-0,8	-0,6	-12,7	-1,5	0,0	-0,7	-11,3	-0,2	-0,7
8N	-0,9	-6,0	-1,1	-0,4	-0,6	-13,8	-1,2	-0,3	-0,3	-10,3	0,0	0,4

d'abscission foliaire est une variable qui influence directement le taux de résorption (Del Arco *et al.* 1991, Escudero *et al.* 1992). Comme ces variables diffèrent pour chaque essence étudiée, il semble que le mécanisme de résorption en soit dépendant. Ces résultats sont en accord avec ceux de Nambiar et Fife (1987) et Helmisaari (1992b). À l'opposé, Chapin et Moilanen (1991) ainsi que Del Arco *et al.* (1991) affirment que le taux de résorption n'est pas influencé par la fertilité du site. D'autre part, Nelson *et al.* (1995) concluent qu'une fertilisation azotée n'a pas modifié le taux de résorption. Ces études réalisées sur le terrain n'ont pas permis de déceler l'influence de la disponibilité en azote sur le taux de résorption foliaire.

Les résultats précédents ne nous permettent pas d'identifier clairement vers quelles composantes les éléments contenus dans le feuillage sont transloqués. Comme le suggère Combe (1926), il semblerait que les substances azotées venant des feuilles s'emmagasinent à la fois dans les tiges et les racines des arbres. Comme l'indique l'analyse effectuée, on observe une augmentation de concentration pour ces deux composantes et ce, malgré l'absence de résorption pour les traitements à haute teneur en azote.

Il appert qu'il existe un lien entre le prélèvement par les racines et la résorption par les feuilles. En effet, pour l'érable à sucre on observe une augmentation du gain en N dans les tiges et les racines pour les traitements à forte teneur en azote alors que la résorption en azote est nulle. À l'opposé, le bouleau jaune présente une diminution du gain en N dans la tige et les racines associé à une augmentation du taux de résorption. Ces résultats suggèrent qu'un faible prélèvement racinaire durant la période de sénescence induit un fort taux de résorption provenant des tissus foliaires.

Pour les deux essences étudiées, on observe un lien de complémentarité entre le prélèvement par la zone racinaire et le taux de résorption durant la période de sénescence. Le lien existant entre ces deux flux d'éléments semble directement influencé par la disponibilité en azote dans la solution de sol. Des résultats semblables ont été rapportés dans la littérature. En effet, Nambiar et Fife (1991) concluent que les variables clés régissant le taux de résorption foliaire sont le prélèvement par les racines et la croissance.

Dans le cas des éléments majeurs, il y a augmentation de la concentration de l'ensemble des éléments dans le feuillage entre la première et la deuxième date de récolte. Cependant, il y a présence d'un gradient de variation linéaire décroissant avec le taux d'azote disponible pour K et Ca. Trois raisons pourraient l'expliquer :

1) un prélèvement racinaire plus élevé durant la période de sénescence pour les solutions à faible teneur en azote ;

2) un effet de dilution des éléments engendré par une augmentation de la biomasse entre la première et la deuxième date de récolte pour les solutions à forte teneur en azote ;

3) une augmentation de la résorption de K et Ca pour les solutions à forte teneur en azote.

Les résultats sur la biomasse nous permettent d'emblée de rejeter la première hypothèse. En effet aucun patron ne démontre que le prélèvement entre les deux dates de récolte diminue avec l'augmentation de la disponibilité en azote (figure 2.1a). Au contraire, les données sur le bouleau indiquent un gradient inverse alors que l'augmentation de l'azote disponible engendre une augmentation du prélèvement entre la première et la deuxième date de récolte.

Dans le cas de la deuxième hypothèse, le gradient observé au niveau de la biomasse foliaire pourrait expliquer le gradient de variation en K et Ca du feuillage du bouleau jaune. Cependant, ce gradient n'est pas présent dans le cas de l'érable à sucre. Étant donné que la variation en concentration de K et Ca entre les deux récoltes diminue en fonction de l'azote disponible et ce, pour les deux essences, il est peu probable que des gradients de variation en biomasse distincts pour les deux essences induisent un gradient identique pour la variation de K et Ca du feuillage des deux essences.

Dans le cas de l'érable à sucre, la variation de K et Ca entre les deux récoltes diminue avec l'azote disponible. Ce gradient est nécessairement le reflet d'une augmentation de la résorption associée à l'augmentation de la disponibilité en azote dans la solution de sol. Dans le cas du bouleau jaune, tout porte à croire que cette essence réagit de façon semblable, bien qu'un effet de dilution puisse expliquer en partie le gradient observé. D'un point de vue général il appert qu'une saturation en azote de la solution de sol engendre une augmentation de la résorption en K et Ca. Cependant, cette constatation est physiologiquement difficile à expliquer.

Conclusion

La disponibilité en azote dans la solution de sol influence directement le mécanisme de résorption par les feuilles. Ce mécanisme est dépendant de l'essence arborescente et semble avoir un lien de complémentarité avec le prélèvement par les racines durant la période de sénescence. Enfin, les résultats de l'expérience suggèrent un effet de la concentration en azote de la solution de sol sur la résorption foliaire en K et Ca, cette résorption augmentant avec l'azote disponible.

Conclusion générale

Cette étude a permis de répondre aux objectifs fixés. Premièrement, par une méthode originale, il a été possible de quantifier le mécanisme de résorption pour la portion feuillue du bassin versant du lac Clair. Cet exercice a permis de démontrer l'importance de considérer l'ensemble des flux d'éléments survenant entre la précipitation incidente et le couvert forestier et ce, de façon temporelle tout au cours de la saison de croissance. Ces considérations influencent directement l'évaluation du taux de résorption pour le peuplement étudié.

Devant ces résultats, il est clair que la résorption des éléments est un mécanisme primordial pour les essences décidues nordiques. En effet, la résorption est une composante importante de la dynamique du cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. La résorption joue un rôle important dans la stratégie de conservation des éléments nutritifs chez les essences ligneuses décidues. La résorption peut être considérée comme un mécanisme de conservation étant donné que les éléments ainsi récupérés ne sont pas sujets à la minéralisation ou aux pertes potentielles par les eaux de drainage.

L'étude ajoute aux connaissances actuelles sur la résorption foliaire. Cependant, dans un avenir rapproché, l'élaboration d'une procédure unique s'avèrera nécessaire afin de rendre comparable les différentes études de quantification de la résorption foliaire à l'échelle du peuplement forestier.

Les études réalisées jusqu'à maintenant sur la résorption sont principalement des études quantitatives. Dorénavant, il importe de mettre l'accent sur l'étude des différents facteurs écologiques et environnementaux qui régissent ce mécanisme de manière à mieux comprendre l'influence de ceux-ci sur l'efficacité nutritionnelle des arbres.

Références

ABER, J.D. et J.M. MELILLO, 1991. *Terrestrial ecosystems*. Saunders College Publ., Philadelphia. 368 p.

ALBAN, D.H., 1985. *Seasonal changes in nutrient concentration and content of aspen suckers in Minnesota*. For. Sci. 31 : 785-794.

COMITÉ D'EXPERTS SUR LA PROSPECTION PÉDOLOGIQUE D'AGRICULTURE CANADA, 1992. *Le système canadien de classification des sols*. Seconde édition. Agric. Can., Publ. 1646. 170 p.

BEIER, C., 1991. *Separation of gaseous and particulate dry deposition of sulphur at forest edge in Denmark*. J. Envir. Qual. 20 : 460-466

BORMAN, F.H., G.E. LIKENS et J.M. MELILLO, 1977. *Nitrogen budget for an aggrading northern hardwood forest ecosystem*. Science 196 : 981-983.

CHAPIN F.S. et L. MOILANEN, 1991. *Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves*. Ecology 72 : 709-715.

CHAPIN, F.S., 1980. *The mineral nutrition of wild plants*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11 : 233-260.

CHAPIN, F.S. et R.A. KEDROWSKI, 1983. *Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and automn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees*. Ecology 64 : 376-391.

COMBES, R., 1926. *Émigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal*. Rev. Gen. Bot. 38 : 430-448, 510-517, 565-579, 632-645, 673-868.

DEL ARCO, J.M., A. ESCUDERO et M.V. GARRIDO, 1991. *Effect of site caracteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves*. Ecology 72 : 701-708.

DUCHESNE, L., R. OUIMET, D. HOULE et R. PAQUIN, 1996. *Modélisation des flux hydriques et thermiques à l'intérieur de l'écosystème forestier du bassin du lac Clair de la station forestière de Duchesnay.* Gouvernement du Québec, MRN, Direction de la recherche forestière, Rapport interne n° 414. 38 p.

EDWARDS, J.H., B.D. HORTON et H.C KIRKPATRICK, 1976. *Aluminum toxicity symptoms in peach seedlings.* J. Am. Soc. Hort. Sci. 101 : 139-142.

ELLIS, R.C., 1975. *Sampling deciduous broadleaved trees for determination of leaf weight and foliar elemental concentrations.* Can. J. For. Res. 5 : 310-317.

ESCUDERO, A. et J.M. DEL ARCO, 1987. *Ecological significance of the phenology of leaf abscission.* Oikos 49 : 11-14.

ESCUDERO, A., J.M. DEL ARCO, I.C. SANZ et J. AYALA, 1991. *Effect of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species.* Oecologia 90 : 80-87.

ESCUDERO, A., J.M. DEL ARCO et M.V. GARRIDO, 1992. *The efficiency of nitrogen retranslocation from biomass in* Quercus ilex *ecosystems*. Vegetatio 99-100 : 225-237.

FIFE, D.N. et E.K.S. NAMBIAR, 1982. *Accumulation and retranslocation of mineral nutrients in developing needles in relation to seasonal growth of young radiata pine trees.* Ann. Bot. 50 : 817-829.

GAGNON, G. et G. ROY, 1993. *L'observation du dépérissement au Québec : une approche régionale basé sur l'écosystème.* Comptes rendus du colloque « La recherche sur le dépérissement : un premier pas vers le *monitoring* des forêts. ». Ministère des Forêts du Québec, Direction de la recherche forestière, Serv. trans. technol. : 21-29.

GUHA, M.M. et R.L. MITCHEL, 1965. *Trace and major element composition of the leaves of some decidous trees. I. Sampling technique.* Plant Soil 23 : 323-338.

GOLDTHWAITE, J. et W.M. LAETSCH, 1967. *Regulation of scenescence in bean leaf discs by light and chemical growth regulators.* Plant Physiol. 42 : 1757-62.

HELMISAARI, H.-S., 1992a. *Nutrient retranslocation in three* Pinus sylvestris *stands.* For. Ecol. Manage. 51 : 347-367.

HELMISAARI, H.-S., 1992b. *Nutrient retranslocation within the foliage of* Pinus sylvestris. Tree Physiol. 10 : 45-58.

HOULE, D., R. PAQUIN, C. CAMIRÉ, R. OUIMET et L. DUCHESNE, 1997. *Response of the Lake Clair Watershed (Duchesnay, Quebec) to change in precipitation chemistry (1988-1994).* Can. J. For. Res. 27 : 1813-1821.

HOULE, D., R. OUIMET, R. PAQUIN et J.-G. LAFLAMME, 2000. *Determination of sample size for estimating ion throughfall deposition under a mixed hardwood forest.* Can. J. For. Res. (sous presse)

HOYLE, M.C., 1965. *Variation in foliage composition and diameter growth of yellow birch with season, soil, and tree size.* Soil Sci. Soc. Am. Proc. 29 : 475-480.

INSLEY, H., R.C. BOSWELL et J.B.H. GARDINER, 1981. *Foliar macronutriments in lime (*Tilia spp.). *Seasonal variations.* Plant Soil 61 : 391-401.

JONASSON, S., 1990. *Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species.* Oikos 56 : 121-131.

JOHNSON, D.W. et S.E. LINDBERG (éd.). 1992. *Atmospheric depositions and forest nutrient cycling.* Springler-Verlag, New York. 707 p.

KILLINGBECK, K.T., J.D. MAY et S. NYMAND, 1990. *Foliar senescence in aspen (*Populus tremuloides*) clone : the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission.* Can. J. For. Res. 20 : 1156-1164.

KILLINGBECK, K.T., 1985. *Automnal resorption and accretion of trace metals in gallery forest trees.* Ecology 66 : 283-286.

KILLINGBECK, K.T., 1986. *The terminological jungle revisited : making a case for use of the term resorption.* Oikos 46 : 263-264.

KILLINGBECK, K.T., 1988. *Hurricane-induced modification of nitrogen and phosphorus resorption in an aspen clone : an example of diffuse disturbance.* Oecologia 75 : 213-215.

LAHIRI, A. N. et S. SINGH, 1969. *Effect of hyperthermia on the nitrogen metabolism of* Pennisetum typhoides. Proc. Natl. Inst. Sci. India, Pt. B, 35 : 131-38

MILLER, H.G., 1986. *Carbone X nutrient interactions-the limitation to productivity*. Tree Physiol. 2 : 373-395.

MITCHEL, H.L. 1936. *Trends in the nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium content of the leaves of some forest trees during the growing season.* Black Rock For., Pap. No. 6 : 33-44.

NAMBIAR, E.K.S. et D.N. FIFE, 1987. *Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply.* Ann. Bot. 60 : 147-156.

NAMBIAR, E.K.S. et D.N. FIFE, 1991. *Nutrient retranslocation in temperate conifers.* Tree Physiol. 9 : 185-207.

NELSON, L.E., M.G. SHELTON et G.L. SWITSER, 1995. *The influence of nitrogen applications on the resorption of foliar nutrients in sweetgum.* Can. J. For. Res. 25 : 298-306.

OLAND, K. 1963. *Changes in the content of dry matter and major nutrient elements of apple foliage during senescence and abscision.* Physiol. Plant. 16 : 682-694.

O'NEIL, R.V. et D.L. DE ANGELIS, 1981. *Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems.* Dans D.E. Reichle (éd.). Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge University Press: 411-449

OSTMAN, N.L. et G.T. WEAVER, 1982. *Automnal nutrient transferts by retranslocation, leaching, and litter fall in a chestnut oak forest in southern Illinois.* Can. J. For. Res. 12 : 40-51.

PARKER, G.G., 1983. *Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle.* Adv. Ecol. Res. 13 : 58-136.

PASTOR, J. et J.G. BOCKHEIM, 1984. *Distribution and cycling of nutrients in an aspen-mixed-hardwood spodosol ecosystem in northern Wisconsin.* Ecology. 65 :339-353.

POTTER, C.S., H.L. RAGSDALE et C.W., 1987. *Resorption of foliar nutrients in a regenerating southern Appalachian forest.* Oecologia (Berlin) 73 : 268-271.

RICHMOND, B. P. VESCUSO et S. PETERSON, 1987. *An academic user's guide to* STELLA. High Performance Systems. Inc., Lyme, N.H. 151 p.

ROELOFS, J.C.M., A.J. KEMPER, A.L.F.M. HOUDIJK et J. JANSEN 1985. *The effect of air borne ammonium sulphate on* Pinus nigra *var.* maritima *in the Netherlands.* Plant Soil 85 : 45-56.

RYAN, D.F. et F.H. BORMANN, 1981. *Nutrient resorption in northern hardwood forests.* BioScience 32 : 29-32.

SHANER, D.L. et J.S. BOYER, 1976. *Nitrate reductase activity in maize (*Zea mays *L.) leaves. II. Regulation by nitrate flux at low leaf water potential.* Plant. Physiol. 58 : 505-509.

SMITH, W.H., 1981. *Air pollution and forests : interaction between air contaminants and forest ecosystems.* Springer-Verlag , New York. 379 p.

STAAF, H., 1982. *Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics.* Oecol. Plant. 3 : 161-170.

STACHURSKI, A. et J.R. ZIMKA, 1987. *Methods of studying forest ecosystems : leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees.* Ekol. Pol. 23 : 637-648.

SWITZER, G.L. et L.E. NELSON, 1972. *Nutrient accumulation and cycling in a loblolly pine plantation ecosystem : the first twenty years.* Soil Sci. Soc. Am. Proc. 36 : 143-147.

ULRICH B. 1983. *Interaction of forest canopies with atmospheric constituents: SO_2, alkali and earth alkali cations and chloride.* Dans B. Ulrich et J. Pankrath. Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. Eidel, Dordrecht, Pays-Bas : 33-45

WALLIHAN, E.F. 1944. *Chemical composition of leaves in different parts of sugar maple trees.* J. For. 5 : 684.

Annexe 1

Revue de littérature sur les méthodes d'évaluation de la résorption foliaire

Auteur	Sujet	Méthodologie	Résultats
Oland 1963	Estimation de la variation du contenu en éléments majeurs de tout le feuillage d'un pommier pendant la période d'abscision.	• Récolte d'une surface foliaire à l'aide d'un poinçon tous les quatre jours dès le 17 septembre. • Défoliation totale des arbres échantillons (12) à la fin de la période de sénescence et analyse des composites.	• Diminution de 52 % du N, 27 % du P, 36 % du K relativement au contenu précédant la sénescence. • Augmentation de 18 % du Ca. Pas de changement pour Mg.
Ostman et Weaver 1982	Description des changements de concentration foliaire (N, P, K, Ca) et détermination de la portion d'élément perdu par lessivage, retenu par retranslocation et recyclé par la litière dans deux peuplements de (Quercus prunus L.).	• Récolte bimensuelle dès le 19 août sur quatre arbres suivis tout au long de la saison de croissance. • Évaluation du lessivage en soustrayant le contenu de la précipitation sous couvert de la précipitation incidente. • Récolte de litière hebdomadaire.	• 78 % de N, 63 % de K, 55 % de P et 11,5 % de Ca sont transloqué. • Gain de 0,36 % de N et perte de 9,8 % de K, 1,3 % de P et 3,3 % de Ca par la précipitation. • 23 % de N, 27 % de K, 43 % de P et 85 % de Ca est retourné au sol sous forme de litière. • La résorption et le lessivage semblent être plus importants dans la station de meilleure qualité.
Ryan et Bormann 1981	Comparaison du processus de résorption chez deux stades de développement d'une forêt feuillue, soit 5 et 55 ans.	• Résorption estimée en soustrayant le lessivage du changement en contenu foliaire durant la sénescence. • Prémisse : les échanges nets entre le feuillage et l'atmosphère sont négligeables, la prédation et le parasitisme est faible.	• 36,0 3,4, 3,0 et 0,2 kg $ha^{-1}an^{-1}$ de N, P, K et Mg ont été résorbés dans le peuplement de 55 ans. • 35,6, 2,6, 8,7, et 1,1 kg $ha^{-1}an^{-1}$ de N, P, K et Mg ont été résorbés dans le peuplement de 5 ans. • Le réservoir de résorption est rapidement rétabli après son élimination par la coupe totale.
Fife et Nambiar 1982	Évaluation de l'accumulation et de la retranslocation des éléments minéraux au cours de la saison de croissance d'un jeune peuplement de *Pinus radiata* D. Don.	• Deux peuplements ayant des caractéristiques différentes et fertilisation de parcelles à l'intérieur de ceux-ci. • L'échantillonnage s'effectue à tous les 14 jours tout au long de la saison de croissance. • $q = \frac{M_2 - M_1}{(t_2 - t_1)(w_2 - w_1)}(\ln w_2 - \ln w_1)$ q = taux moyen de flux d'élément (μg équille^{-1} jour^{-1}). M_1 et M_2 = contenu au temps t_1 et t_2 (jours). w_1 et w_2 = poids des équilles (μg).	• 86, 48 et 39 % du P, N et K de la croissance estivale provient de la retranslocation des jeunes équilles formées au printemps précédent.
Staff 1982	Étude de l'influence de la fertilité du sol sur la redistribution des éléments durant la sénescence chez *Fagus silvatica*.	• Choix de 24 sites • Deux récoltes de feuillage • Un pédon par site	• Perte relative des éléments N > P > K > S = Mg > Ca. • Pas de variation de la vitesse de résorption de N et P selon la fertilité du site.

Auteur	Sujet	Méthodologie	Résultats
Chapin et Kedrowski 1983	**Étude des changements saisonniers du contenu en N et P et évaluation de la résorption pour des essences décidues (*Betula papyrifera, Alnus crispa*) et sempervirentes (*Larix laricina, Picea mariana*) de la taïga.**	• **12 dates de récolte.** • **Estimation du lessivage en laboratoire pour chacune des essences.**	• **Le lessivage est beaucoup moins important que la résorption.** • **En moyenne, 66 % du P et 82 % de N est résorbé.** • **Les essences étudiées ne démontrent pas de changement dans leur efficacité de résorption en relation avec la disponibilité d'éléments dans le sol.**
Killingbeck 1985	**Étude de la résorption et de l'accrétion des métaux traces chez 5 essences forestières (*Quercus macrocarpa, Q. muehlenbergii, Fraxinus pennsylvatica, Celtis occidentalis, Ulmus rubra*) du Kansas.**	• **Deux dates de récolte.** • **Évaluation de la différence observée entre les deux dates.**	• **Les chênes présentent une accrétion des métaux traces. Les autres essences présentent une résorption des métaux traces.** • **Le ratio de disponibilité est utile pour prédire comment l'élément sera conservé durant la résorption.**
Stachurski et Zimka 1987	**Évaluation du lessivage et de la résorption en fonction du type de sol et du cortège végétal.**	$r = \frac{w_1 - w_2}{w_1} * 100$ **r = perte par lessivage et résorption (g)** **w_1 = poids des feuilles vertes (g)** **w_2 = poids des feuilles de la litière (g)**	• **Variation du taux de résorption en C et N en fonction du type de sol et de l'espèce arborescente.** • **Résorption de l'azote 26 à 48 % plus que le carbone.** • **Augmentation de la résorption sur les sols pauvres en matière organique.**
Potter Ragsdale et Berich 1987	**Comparaison des taux de résorption pour différents stades de maturité de peuplements.**	• **Quatre essences, cinq arbres échantillons par essences et 10 feuilles par arbre.** • **Une récolte des feuilles au début d'octobre et une récolte à la mi-octobre, la différence équivaut à la perte par résorption et par lessivage.** • **Évaluation de la précipitation et du pluvio-lessivats afin d'évaluer la perte par lessivage.**	• **Transfert de 46-53 % de N et 56-77 % de P durant la sénescence. Pas de résorption de K, Ca et Mg.** • **Il y a lessivage de N, P, K, Ca, Mg durant la sénescence.** • **L'étude ne semble pas démontrer que le cycle des éléments se referme avec la maturité du peuplement.**
Escudero et del Arco 1987	**Étude de la phénologie de l'abscision foliaire chez différentes espèces ligneuses possédant des caractéristiques différentes quant à leur longévité foliaire.**	• $w(t) = \frac{P1}{1 + \exp\left((2.2/3)(P2 - t)\right)}$ **w(t) = chute de litière cumulée (kg/ha^{-1}).** **P1 = chute de litière totale (kg/ha^{-1}).** **P2 = temps de chute maximale (j).** **P3 = temps entre 0,1 et 0,5 du total de la chute de litière = temps entre 0,5 et 0,9 du total (jours).** **t = Temps (jours) depuis le 1 Mars.**	• **Le temps d'abscision semble être corrélé au stress hydrique.** • **Le temps d'abscision ne semble pas être corrélé au type de forêt décidue, à feuille persistante ou marcheesante. Il semble plutôt être corrélé à la phénologie propre à l'espèce.**

Auteur	Sujet	Méthodologie	Résultats
AMBIAR ET FIFE 1987	Évaluation de l'effet d'une fertilisation azotée sur la croissance et la retranslocation en N, P, et K chez les jeunes éguilles du *Pinus radiata* D. Don	• Seize parcelles à 32 arbres par parcelles. • Trois niveaux de fertilisation en N.	• Augmentation de la translocation (g/arbre) de N et K pour les parcelles fertilisé en N. • Le taux de croissance des arbres régit le processus de résorption. • La disponibilité en éléments nutritifs ne semble pas affecter l'efficacité de la résorption
ILLINGBECK 1988	Étude de l'influence d'un ouragan sur la résorption foliaire de *Populus tremuloides* Michx.	• Deux dates de récolte. • Résorption évaluée par différence de contenu entre les deux dates de récoltes.	• Les ramets endommagés par le vent ne présentent pas de résorption mais une accrétion de 17 % en N et aucune diminution en P.
ONASSON 1989	Étude de l'influence de la longévité foliaire, et de la résorption sur l'économie de ressource chez cinq espèces à feuilles persistantes.	• Différentes façons d'évaluer la résorption en fonction de la longévité du feuillage. • Échantillonnage tout au cours de la saison afin de vérifier l'allocation potentielle d'éléments du vieux feuillage vers le plus jeune.	• Les différences de sol et de la distribution géographique ne semblent pas affecter les concentrations foliaires. • Pas de translocation des vieilles feuilles vers les plus jeunes. • Variation importante de la résorption entre les espèces.
ILLINGBECK, MAY ET NYMAND 1990	Comparaison du processus de résorption pour différents ramets d'un clone de *Populus tremuloides* Michx. afin d'éliminer les différences génétiques entre les plants échantillons.	• $r = \frac{w_1 - w_2}{w_1}$ r = efficacité de résorption w_1 = contenu en élément des feuilles, avant sénescence ($\mu g.cm^{-2}$). w_2 = contenu en élément des feuilles, après sénescence ($\mu g.cm^{-2}$). • Simulation d'une pluie sur des feuilles sénescentes afin de confirmer que le lessivage est négligeable pour N, P et Cu.	• Résorption de N, P et Cu seulement. • Plus la chute des feuilles est tardive, plus la résorption est efficace. • Les ramets les plus vieux et plus gros résorbaient plus que les ramets jeunes et plus petits. • Introduction des termes résorption potentielle et résorption réelle afin de différencier le potentiel physiologique de la réalité écologique.
AMBIAR ET FIFE 1991	Étude de la résorption foliaire en forêt coniférienne tempérée.	• Combinaison de diverses études sur le Pinus radiata et intégration de plusieurs para-mètres tels: la production racinaire, le prélèvement, la croissance, etc.	• Les variables clés déterminant le taux de résorption sont le prélèvement et la croissance. • L'efficacité de résorption augmente sur les sols plus fertiles et où la croissance est plus importante.
EL ARCO, ESCUDERO ET ARRIDO 1991	Étude de l'influence de la fertilité du sol sur la retranslocation en azote.	• Sélection de 20 essences dont des essences décidues, sempervirentes et marchessantes. • BF = BR X LT / Brmax. BF = Biomasse foliaire au mois X (g/m^2). BR = Biomasse foliaire par rameau (g). T = Litière totale (g/m^2). Brmax = Biomasse par rameau (max g).	• Les essences se trouvant sur des sites xériques montrent des taux de résorption plus faible. • La disponibilité en azote ne semble pas affecter le taux de résorption. • Le principal facteur affectant l'efficacité de la translocation est la durée de la période d'abscision.

Auteur	Sujet	Méthodologie	Résultats
HELMISAARI 1992B.	Détermination de l'efficacité de résorption chez *Pinus sylvestris* L. et évaluation de l'importance du processus en relation à l'âge du peuplement et à la disponibilité en azote.	• Trois sites de stades de développement variables (gaulis, perchis, futaie), trois parcelles fertilisées. • Quatre années de récolte mensuelle des aiguilles et de la litière. • Échantillonnage du bois, de l'écorce, des branches et des racines. • $r = (Wl * Cl) - (Wd * Cd) - L$ r = résorption (Kg/ha). Wl = Biomasse avant sénescence (kg/ha). Cl = Concentration dans le feuillage avant la sénescence (ppm). Wd = Biomasse après sénescence (kg/ha). Cd= Concentration dans le feuillage après la sénescence (ppm). L= Lessivage (kg/ha).	• N, P et K, sont les éléments les plus mobiles. • Mg, Zn et B sont modérément mobiles. • Ca, Mn et Fe sont très peu mobiles. • N, P, K et Mg diminuent considérablement durant la sénescence alors que Ca, Zn et Fe augmentent. • Aucune influence de la maturité du peuplement ou de la fertilisation sur l'efficacité de la résorption. • N et P ne sont pas sujet au lessivage alors que K et Mg sont facilement lessivables. • La translocation procure 30 à 50% de la demande en N, 23 à 37 % en P, 17 à 31 % en K et 7 à 20 % en Mg.
CHAPIN ET MOILANEN 1991	Détermination de l'influence du statut nutritif, du lessivage et du temps d'abcision sur la résorption des éléments nutritifs chez *Betula paperyfera* var. *humilis*.	• Cinq temps d'échantillonnage soit de la fin juin à la fin septembre. • Quatre peuplements de bouleau présentant des fertilités variables. • Évaluation de la résorption par différence entre le pool maximum et le contenu en éléments durant la période d'abscision. • Utilisation de différents procédés afin de contrôler le lessivage, la photopériode et le temps d'abscision.	• L'efficacité de résorption en N n'est pas influencée par la fertilité du site. Contrairement, la résorption en P semble diminuer lorsque la disponibilité du site augmente. • L'élimination des chatons provoque une diminution de l'efficacité de résorption en N et non en P. • Diminution de la résorption en N et P suite à la diminution de la photosynthèse par ombrage du feuillage. • Plus les feuilles demeurent longtemps sur l'arbre, plus la résorption est efficace. • L'altération du nombre de feuilles sur les rameaux n'influence pas l'efficacité de résorption. • Le lessivage est responsable de 25 % de la perte en N et de 55 % de la perte en P durant la sénescence.
NELSON, SHELTON ET SWITZER 1995	Étude de l'influence d'une fertilisation azotée sur la résorption foliaire dans un peuplement de *Liquidambar styraciflua* L.	• Quatre taux d'engrais azoté • Deux récoltes feuillage et litière • %Résorption =(FOL- LIT)/FOL x 100 FOL = contenu foliaire avant la sénescence (g/ha) LIT = concentration de la litière (g/ha)	• Pertes de N, P, K et Mg, mais non de Ca reliée positivement à la quantité présente avant la sénescence. • Résorption de N, P, K , Ca et Mg à été en moyenne 62, 50, 48, -19 et 12 % respectivement. • La résorption relative n'est pas affectée par la fertilisation azotée.

Auteur	Sujet	Méthodologie	Résultats
ESCUDERO, DEL ARCO, SANZ ET AYALA 1991	Détermination de l'effet de la longévité foliaire et de l'efficacité de résorption sur le temps de rétention des éléments contenus dans la biomasse foliaire de différentes essences ligneuses.	• Étude portant sur 21 essences, échantillon-nage mensuelle sur deux à trois ans. • Estimation de la biomasse mensuelle par unité de surface; B = LM x LF / LMmax B = biomasse foliaire au mois X (gm-2) LM = masse foliaire par rameaux au mois X (g). LF = litière annuelle (gm-2). LMmax = masse maximum du rameau (g). • $R = \sum_{i=1}^{n} N_i / NLF$ R = temps de résidence. Ni = Masse d'éléments emmagasinés dans le groupement de feuille i (g). n = nombre de groupement. NLF = masse d'éléments perdus par la litière (g/an).	• Forte corrélation entre le temps de résidence et la demi-vie pour N et P.

Annexe 2

Résultats de l'échantillonnage

Tableau 1. Résultats de l'échantillonnage de la litière. Les chiffres entre parenthèses présentent l'erreur type associée à la moyenne des échantillons

Essence	Date récolte	Jour julien	N (g/ha)		P (g/ha)		K (g/ha)		Ca (g/ha)		Mg (g/ha)	
ERS	970807	219	36,3	(7,6)	2,7	(0,5)	16,6	(3,2)	4,7	(0,9)	1,4	(0,3)
	970819	233	551,2	(63,1)	31,8	(4,1)	167,1	(30,2)	71,4	(7,3)	17,1	(2,4)
	970904	247	1012,0	(110,1)	55,5	(5,6)	311,3	(24,7)	172,0	(12,2)	26,6	(2,0)
	970918	261	1749,6	(117,9)	97,5	(6,8)	696,5	(54,6)	556,9	(42,8)	71,5	(5,5)
	970925	268	759,3	(38,2)	41,6	(2,9)	363,3	(23,2)	321,0	(20,1)	33,9	(1,7)
	971002	275	1299,1	(80,8)	76,9	(4,5)	480,7	(28,2)	599,4	(34,6)	64,9	(3,3)
	971009	282	2323,3	(104,0)	125,0	(3,2)	1105,6	(78,3)	1605,9	(82,5)	155,2	(10,3)
	971016	289	3047,0	(32,6)	185,9	(12,3)	1622,0	(43,6)	3015,6	(46,1)	346,5	(11,4)
	971023	296	65,3	(6,8)	2,9	(0,3)	50,4	(5,9)	68,3	(7,9)	7,4	(0,9)
BOJ	970807	219	1,6	.	0,2	.	1,0	.	0,6	.	0,2	.
	970819	233	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	970904	247	64,1	(7,3)	3,8	(0,4)	10,8	(1,4)	19,4	(2,6)	3,9	(0,5)
	970918	261	213,0	(23,4)	13,1	(1,3)	61,8	(5,9)	144,8	(21,6)	27,6	(4,1)
	970925	268	352,6	(17,5)	22,9	(0,9)	102,7	(6,0)	289,0	(19,1)	50,6	(2,6)
	971002	275	397,3	(19,0)	32,0	(1,7)	121,0	(6,9)	215,3	(6,7)	36,6	(1,7)
	971009	282	1427,0	(277,3)	118,8	(23,0)	649,0	(126,3)	1108,9	(248,6)	177,3	(39,0)
	971016	289	5890,9	(548,4)	460,4	(46,7)	2576,4	(224,5)	4833,5	(457,9)	759,1	(73,3)
	971023	296	94,3	(17,8)	10,8	(1,9)	74,9	(13,1)	98,9	(18,4)	17,3	(3,2)
HEG	970807	219	31,1	(4,6)	2,1	(0,3)	10,5	(1,7)	6,5	(0,6)	1,5	(0,2)
	970819	233	67,1	(8,6)	3,7	(0,5)	12,8	(2,6)	13,4	(1,7)	3,2	(0,4)
	970904	247	55,4	(6,8)	3,5	(0,5)	13,8	(2,1)	10,4	(1,4)	2,3	(0,3)
	970918	261	324,9	(62,5)	20,1	(3,3)	103,3	(14,3)	144,8	(33,0)	27,7	(5,6)
	970925	268	367,0	(79,8)	22,7	(4,3)	103,3	(15,0)	210,9	(52,6)	34,3	(7,9)
	971002	275	578,7	(72,2)	48,6	(6,1)	223,1	(28,5)	371,5	(58,5)	53,7	(7,2)
	971009	282	453,4	(67,9)	39,6	(5,6)	169,4	(15,5)	335,0	(54,5)	46,0	(7,5)
	971016	289	4488,3	(112,4)	302,8	(11,2)	2829,9	(98,8)	4055,9	(187,4)	571,8	(17,1)
	971023	296	594,1	(50,8)	42,5	(4,9)	389,7	(43,0)	555,6	(50,0)	80,1	(6,3)

Tableau 2. Résultats de l'échantillonnage du feuillage au cours de la saison de croissance. Les chiffres entre parenthèses présentent l'erreur type associée à la moyenne des échantillons

Essence	Date récolte	Jour julien	N (µg/feuille)	P (µg/feuille)	K (µg/feuille)	Ca (µg/feuille)	Mg (µg/feuille)
ERS	970401	91	18 (0,4)	2 (0,1)	7 (0,1)	16 (0,3)	1 (0,0)
	970515	135	108 (1,9)	16 (0,3)	39 (0,7)	24 (0,5)	4 (0,1)
	970529	149	1452 (10,8)	214 (1,5)	516 (4,0)	88 (1,5)	54 (0,5)
	970612	163	6305 (78,0)	536 (7,6)	2461 (36,7)	1009 (17,4)	281 (4,2)
	970626	177	6855 (91,1)	470 (6,6)	2577 (40,8)	1200 (22,2)	316 (6,2)
	970710	191	7271 (109,3)	445 (7,2)	2501 (46,6)	1266 (22,2)	303 (5,7)
	970724	205	6673 (96,4)	445 (7,1)	2574 (37,1)	1585 (27,8)	316 (5,9)
	970807	219	7023 (135,7)	45 (10,5)	2710 (55,8)	1516 (30,5)	267 (4,8)
	970821	233	8199 (124,4)	548 (11,9)	2824 (47,8)	1593 (29,6)	270 (6,0)
	970904	247	7515 (90,3)	538 (10,4)	2560 (35,3)	1851 (32,8)	269 (5,0)
	970918	261	6625 (105,3)	470 (9,7)	2283 (35,2)	1885 (37,6)	224 (4,3)
	970925	268	5421 (96,5)	415 (11,0)	2259 (40,7)	2055 (43,9)	242 (5,9)
	971002	275	4003 (74,3)	272 (6,8)	1606 (25,4)	2012 (28,1)	217 (4,9)
	971009	282	2082 (31,9)	143 (3,1)	1026 (23,4)	1950 (31,9)	215 (5,1)
	971016	289	3128 .	260 .	2486 .	4350 .	365 .
BOJ	970401	91	157 (17,0)	21 (2,0)	48 (5,0)	108 (9,1)	14 (1,5)
	970515	135	169 (15,6)	23 (2,4)	51 (5,8)	71 (9,4)	10 (1,1)
	970529	149	1293 (264,0)	178 (40,2)	438 (89,8)	178 (42,3)	55 (12,9)
	970612	163	4414 (435,4)	402 (44,9)	1508 (128,5)	847 (89,8)	254 (27,2)
	970626	177	5148 (488,2)	403 (36,5)	1861 (136,2)	1060 (94,2)	306 (27,8)
	970710	191	4466 (403,9)	325 (37,5)	1932 (221,3)	990 (95,4)	278 (23,5)
	970724	205	4695 (440,6)	354 (31,7)	2196 (221,6)	1166 (113,1)	284 (15,7)
	970807	219	4522 (395,2)	303 (27,5)	1771 (148,1)	938 (58,9)	224 (12,7)
	970821	233	5179 (677,8)	356 (45,8)	1864 (221,8)	1042 (112,0)	240 (25,5)
	970904	247	4298 (264,8)	313 (23,4)	1544 (130,9)	967 (40,5)	217 (4,8)
	970918	261	4858 (500,3)	368 (38,6)	1731 (85,1)	1215 (103,3)	257 (11,7)
	970925	268	3714 (308,5)	311 (24,9)	1607 (88,5)	1155 (60,6)	216 (8,1)
	971002	275	2078 (150,3)	187 (14,5)	1066 (94,5)	1096 (75,0)	211 (17,3)
	971009	282	1712 (302,4)	156 (19,7)	1006 (38,3)	1207 (178,6)	209 (30,1)
	971016	289	. .	. .	. .	. .	. .
HEG	970401	91	78 (7,6)	10 (1,2)	22 (2,6)	31 (0,8)	6 (0,5)
	970515	135	133 (6,0)	20 (1,0)	43 (1,9)	23 (1,7)	6 (0,5)
	970529	149	1205 (43,3)	182 (8,7)	403 (14,1)	52 (5,7)	51 (1,7)
	970612	163	4458 (368,3)	370 (25,9)	1432 (157,8)	488 (67,8)	175 (14,6)
	970626	177	6392 (463,9)	434 (27,5)	2030 (145,7)	814 (55,1)	261 (13,2)
	970710	191	5683 (446,1)	334 (22,0)	1557 (136,4)	698 (58,7)	217 (12,5)
	970724	205	4773 (324,8)	303 (18,3)	1671 (135,1)	822 (62,2)	200 (7,4)
	970807	219	5127 (262,6)	286 (16,1)	1662 (81,6)	750 (45,5)	203 (7,9)
	970821	233	5706 (303,4)	345 (20,6)	1700 (90,8)	951 (43,8)	201 (10,3)
	970904	247	5246 (505,8)	321 (28,1)	1591 (151,8)	941 (121,1)	178 (12,7)
	970918	261	5335 (369,6)	340 (15,0)	1742 (93,7)	907 (71,4)	173 (5,3)
	970925	268	4232 (304,0)	298 (18,4)	1486 (97,4)	976 (92,6)	154 (11,2)
	971002	275	3929 (478,3)	306 (37,9)	1511 (180,9)	874 (138,5)	154 (20,4)
	971009	282	1729 (51,9)	152 (10,1)	885 (36,8)	817 (72,1)	124 (8,5)
	971016	289	1059 (106,6)	114 (12,7)	794 (51,9)	707 (89,2)	104 (11,8)

Tableau 3. Résultats de l'échantillonnage des précipitations au cours de la saison de croissance. Les chiffres entre parenthèses présentent l'erreur type associée à la moyenne des échantillons

Date récolte	Jour julien	Lame d'eau (mm)	N (g/ha)	P (g/ha)	K (g/ha)	Ca (g/ha)	Mg (g/ha)
970107	7	39,5 (0,81)	250,0 (2,00)	5,2 (0,30)	11,0 (0,68)	38,0 (1,29)	7,0 (0,34)
970114	14	22,5 (0,15)	50,0 (1,75)	0,6 (0,00)	3,2 (2,60)	10,9 (1,59)	1,1 (0,12)
970121	21	20,0 (0,12)	190,0 (1,16)	2,5 (0,39)	4,0 (0,61)	24,4 (4,05)	6,1 (1,17)
970129	29	70,7 (0,09)	460,0 (7,62)	10,6 (1,08)	14,6 (1,53)	36,5 (0,26)	10,6 (0,82)
970204	35	13,6 (0,13)	110,0 (0,83)	1,5 (0,30)	2,7 (0,34)	9,5 (1,55)	2,3 (0,14)
970211	42	12,9 (0,06)	30,0 (0,33)	2,5 (1,08)	3,9 (1,16)	7,5 (0,66)	2,7 (0,59)
970218	49	20,2 (0,02)	140,0 (1,12)	1,6 (0,54)	0,5 (0,00)	15,1 (0,13)	3,2 (0,60)
970225	56	50,8 (0,00)	240,0 (3,61)	1,3 (0,00)	1,3 (0,00)	26,9 (5,09)	0,5 (0,00)
970304	63	39,2 (0,20)	310,0 (5,20)	1,0 (0,01)	1,0 (0,01)	72,6 (1,58)	10,7 (0,53)
970311	70	19,6 (0,31)	70,0 (2,31)	0,5 (0,01)	0,5 (0,01)	12,4 (0,93)	1,7 (0,17)
970318	77	13,2 (0,31)	60,0 (1,81)	2,3 (0,17)	6,5 (1,71)	9,3 (0,48)	2,2 (0,13)
970325	84	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
970401	91	29,3 (0,17)	340,0 (0,96)	2,6 (0,14)	12,4 (0,92)	80,2 (0,69)	13,0 (0,35)
970408	98	10,2 (0,00)	110,0 (0,79)	1,5 (0,29)	5,2 (0,25)	35,0 (0,59)	5,3 (0,07)
970415	105	6,1 (0,08)	30,0 (0,47)	0,9 (0,17)	3,0 (0,38)	13,6 (0,46)	2,4 (0,07)
970422	112	3,0 .	. .	. .	. .	. .	. .
970429	119	23,0 .	. .	. .	. .	. .	. .
970506	126	57,0 .	. .	. .	. .	. .	. .
970513	133	18,0 .	. .	. .	. .	. .	. .
970520	140	36,5 (2,46)	200,0 (13,73)	0,9 (0,06)	5,1 (0,47)	36,5 (2,70)	5,3 (0,14)
970527	147	19,7 (0,06)	160,0 (3,34)	0,5 (0,00)	4,1 (0,40)	50,5 (3,35)	5,5 (0,14)
970602	153	15,9 (0,55)	140,0 (6,29)	1,6 (0,28)	7,8 (1,53)	41,5 (2,29)	4,7 (0,33)
970609	160	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
970616	167	0,5 (0,00)	. .	. .	. .	. .	. .
970625	176	55,6 (0,12)	380,0 (3,72)	5,0 (0,86)	36,9 (5,13)	59,5 (0,43)	13,2 (0,36)
970630	181	14,3 (0,03)	160,0 (2,55)	1,2 (0,47)	13,4 (0,52)	50,6 (1,34)	8,7 (0,42)
970707	188	55,9 (0,66)	420,0 (6,41)	1,4 (0,02)	16,4 (2,44)	91,2 (3,49)	11,5 (0,68)
970714	195	23,3 (0,11)	60,0 (3,91)	1,1 (0,50)	4,7 (0,81)	38,2 (0,10)	5,4 (0,18)
970721	202	11,5 (0,29)	110,0 (5,48)	0,7 (0,42)	12,2 (3,03)	33,6 (0,66)	6,1 (0,18)
970728	209	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
970804	216	3,4 (0,03)	10,0 (4,83)	0,1 (0,00)	6,3 (2,07)	28,6 (0,31)	2,6 (0,19)
970812	224	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
970818	230	50,6 (4,91)	190,0 (29,12)	7,6 (1,25)	16,5 (5,64)	58,6 (5,24)	9,4 (0,89)
970825	237	63,3 (9,54)	50,0 (11,30)	1,6 (0,24)	7,2 (3,28)	19,9 (3,08)	4,0 (0,63)
970902	245	30,6 (0,21)	140,0 (1,94)	3,0 (0,12)	6,1 (0,75)	24,7 (0,11)	3,4 (0,29)
970908	251	17,7 (0,10)	310,0 (5,53)	1,7 (0,06)	4,3 (0,38)	79,0 (0,57)	12,8 (0,14)
970915	258	18,0 (0,06)	130,0 (8,52)	2,4 (1,35)	10,9 (2,94)	15,5 (1,16)	4,3 (0,46)
970922	265	20,7 (0,06)	120,0 (6,38)	5,6 (1,56)	37,3 (14,15)	38,6 (0,83)	7,1 (0,30)
971001	274	70,0 (0,35)	330,0 (34,45)	3,7 (1,97)	19,4 (5,17)	140,2 (19,71)	21,7 (3,55)
971006	279	16,0 (0,06)	180,0 (2,30)	1,0 (0,62)	5,3 (0,16)	23,5 (0,31)	4,3 (0,51)
971014	287	1,3 (0,03)	. .	. .	. .	. .	. .
971020	293	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
971027	300	39,5 (0,00)	. .	. .	. .	. .	. .
971103	307	37,6 (0,16)	170,0 (0,91)	3,3 (1,34)	6,4 (0,78)	24,8 (3,84)	6,8 (1,07)
971110	314	24,1 (0,12)	30,0 (2,72)	1,1 (0,52)	1,3 (0,68)	10,7 (0,33)	1,8 (0,69)
971117	321	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)	0,0 (0,00)
971124	328	26,0 (0,12)	300,0 (3,86)	0,7 (0,00)	8,3 (1,64)	38,7 (0,48)	4,2 (0,16)
971201	335	17,8 (0,12)	210,0 (0,75)	0,4 (0,00)	3,7 (0,39)	18,8 (2,01)	1,8 (0,01)
971209	343	9,6 (0,05)	50,0 (0,52)	0,8 (0,08)	1,5 (0,09)	3,7 (0,83)	0,6 (0,03)
971216	350	4,9 (0,05)	80,0 (1,49)	0,3 (0,07)	2,3 (0,15)	15,4 (0,57)	2,5 (0,05)

Tableau 4. Résultats de l'échantillonnage des pluvio-lessivats au cours de la saison de croissance

Date récolte	Jour julien	Lame d'eau (mm)	N (g/ha)	P (g/ha)	K (g/ha)	Ca (g/ha)	Mg (g/ha)
970107	7	35,8	230,4	5,9	86,2	61,8	13,3
970114	14	22,9	67,4	9,0	22,1	10,6	3,7
970121	21	20,6	198,5	0,5	5,1	23,4	3,4
970129	29	,	,	,	,	,	,
970204	35	,	,	,	,	,	,
970211	42	12,7	31,7	9,2	18,6	9,9	5,9
970218	49	21,2	155,7	0,5	0,5	16,8	2,9
970225	56	53,8	247,3	6,6	10,8	38,2	10,4
970304	63	40,0	383,6	4,1	317,2	201,9	40,9
970311	70	16,3	56,1	0,4	0,4	12,6	2,6
970318	77	11,1	65,6	2,4	14,0	17,1	4,1
970325	84	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
970401	91	26,0	329,6	6,7	42,5	103,0	17,3
970408	98	8,4	103,4	5,5	124,1	75,4	15,1
970415	105	6,2	31,2	1,3	6,2	16,4	3,0
970422	112	,	,	,	,	,	,
970429	119	,	,	,	,	,	,
970506	126	,	,	,	,	,	,
970513	133	,	,	,	,	,	,
970520	140	31,1	180,2	2,6	106,2	79,0	12,9
970527	147	16,0	130,4	1,6	37,9	51,0	7,1
970602	153	13,2	109,5	6,5	120,7	58,2	11,9
970609	160	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
970616	167	0,4	35,9	12,4	67,0	23,8	5,9
970625	176	58,8	252,6	34,8	923,7	299,8	94,4
970630	181	12,0	123,8	6,2	189,0	75,5	22,9
970707	188	49,1	322,6	25,5	641,7	250,7	84,8
970714	195	18,3	77,8	7,0	225,6	90,8	26,9
970721	202	6,7	128,5	6,5	149,3	63,5	19,1
970728	209	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
970804	216	1,1	42,6	6,9	69,3	26,4	9,5
970812	224	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
970818	230	44,3	172,4	28,9	670,4	293,6	82,7
970825	237	62,1	23,5	13,0	516,1	193,7	44,9
970902	245	25,0	117,5	7,6	321,0	121,9	23,5
970908	251	17,6	254,3	5,2	344,7	179,7	31,3
970915	258	1,6	6,4	0,6	29,7	9,4	1,7
970922	265	17,2	70,0	2,8	248,3	102,5	15,3
971001	274	57,3	125,1	6,5	862,5	254,3	38,4
971006	279	12,8	126,8	2,9	163,5	96,0	14,4
971014	287	0,7	17,1	2,8	40,1	16,0	2,6
971020	293	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
971027	300	,	,	,	,	,	,
971103	307	31,8	161,0	10,2	304,6	94,0	21,3
971110	314	20,6	42,4	2,8	95,2	35,4	7,6
971117	321	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
971124	328	25,0	314,8	0,6	13,9	41,2	4,8
971201	335	15,9	157,2	0,4	21,1	21,3	4,4
971209	343	8,8	50,6	0,2	2,9	4,5	0,6
971216	350	5,9	92,3	0,4	3,2	17,4	2,8

Pour réaliser la Stratégie de protection des forêts et le suivi des effets réels des traitements sylvicoles, les responsables de la gestion des forêts publiques doivent s'appuyer, entre autres, sur la connaissance des effets des divers stress environnementaux qui affectent les écosystèmes forestiers. Étudier l'impact de ces stress et aussi des changements climatiques exige de connaître les échanges ioniques qui prennent place dans l'écosystème. Il faut donc mesurer les variations annuelles des teneurs en éléments nutritifs du couvert forestier et leurs interactions avec les précipitations afin de mieux comprendre la dynamique du couvert forestier au cours de la saison de croissance. C'est pourquoi Forêt Québec subventionne des études qui répondent à ce besoin de nouvelles connaissances — favorisant du même coup la formation de nouveaux chercheurs.

Gouvernement du Québec
Ministère des Ressources naturelles

ISBN 2-550-34828-1
F.D.C. 116(047.3)(714)
L.C. SD 387.E58

RN99-3081